FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

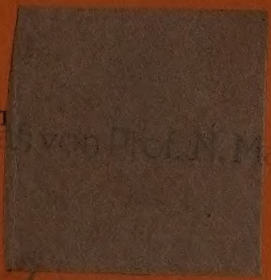
NEUE FOLGE. 36. BAND

DER GANZEN REIHE 136. BAND

ZWEITES HEFT

MIT 18 ABBILDUNGEN IM TEXT

Nachlass von Prof. J. Malta



1943:6.

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1942

Flora. N. F. Band 36	Heft 2	S. 117–214, Jena, 10. 12. 1942

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
RENNER, OTTO, Über das crossing-over bei Oenothera. Mit 18 Abbildungen im Text	117—214
Druckfehlerberichtigung zur Arbeit: HARDER, BODE und VON WITSCH in Band 36, Heft 1	214

Die „Flora" erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band, dessen Preis im laufenden Jahre 40 RM nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu schicken an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Verfassernamen sind gerade, lateinische Namen gewellt zu unterstreichen. Vorlagen zu Textabbildungen sollen nicht in den Text eingefügt werden, sondern sind gesondert beizugeben; die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt zusammenzustellen. Als Muster für die Art der Literaturzitierung gelten die Literaturlisten der letzten Bände der Flora.

Für den Druckbogen wird, bis zu der Höchstzahl von drei Bogen, ein Unkostenbeitrag von 30 RM gewährt, jedoch nicht bei Dissertationen. Nur 40 Sonderabdrucke können bis auf weiteres geliefert werden.

Soeben erschien:

Universal-Schnellfärbemethode für Kern- und Chromosomenuntersuchungen bei Pflanze und Tier

(Dioxyhämateinchromlack-Verfahren)

Von

Dr. rer. nat. habil. Gg. Schweizer

Gießen (Lahn)

Mit 2 Abbildungen im Text und 7 Tafeln

VII, 44 S. gr.8° 1942 steif brosch. RM 6.—

Wenn auch mehrere unter den bisher existierenden Kern- und Plasmafärbemethoden, welche mehr der Behandlung von Mikrotomschnitten angepaßt sind, zu ausgezeichneten Ergebnissen führen, so sind sie doch vor allem sehr zeitraubend. Wir brauchen heute aber, besonders auch auf botanischem Gebiet, infolge des weiteren Ausbaues der Vererbungsforschung und ihrer Verknüpfung mit der Praxis Arbeitsweisen, welche eine einwandfreie, einfache und bequeme Kern- bzw. Chromosomenuntersuchung vorwiegend an Sexualzellen (Pollenmutterzellen) eines sehr umfangreichen Materials, z. B. ganzer Pflanzenbestände, auch in kürzester Zeit ermöglichen.

So übergibt der Verfasser seine Arbeitsweise als „Universal-Schnellfärbemethode für Kern- und Chromosomenuntersuchungen bei Pflanze und Tier" der Öffentlichkeit, dem Forscher als Hilfsmittel bei seinen eigenen Arbeiten und bei der Abhaltung von Lehrkursen und selbständigen Übungen mit Studierenden, dem Züchter als rasche Unterweisung beim Vergleich seiner praktischen Ergebnisse mit der theoretischen Zytogenetik und dem Privatinteressenten als willkommene Erleichterung bei seinen Studien. Möge das Schriftchen hinsichtlich der Methode den Weg zu einem einheitlicheren Arbeiten auch bei der mikroskopischen Untersuchung der pflanzlichen und tierischen Chromosomen bahnen helfen!

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

443

Über das crossing-over bei Oenoth

Von **O. Renner.**

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Jena.)

Nachlaß von Prof. N. Malta

Mit 18 Abbildungen im Text.

Die Erscheinungen des crossing-over bei den komplex-heterozygotischen Onagren geben noch immer manches Rätsel auf, wie z. B. aus der Darstellung von OEHLKERS (1940) zu ersehen ist, und diese Rätsel werden auch in der folgenden Mitteilung nicht alle gelöst werden. Im Vordergrund steht noch immer die Frage, wie die außerordentlich feste Bindung gewisser Gengruppen in den Spontansippen und die Lockerung dieser Bindung in gewissen Bastarden zustande kommen. Soweit die Koppelungen durch Bildung vier- und mehrgliedriger Chromosomenringe in der Meiosis bedingt sind, hat der Bruch der Koppelung in zygotischen Kombinationen mit anderen Diakinesekonfigurationen nichts Rätselhaftes mehr; er ist so selbstverständlich geworden, daß z. B. STRAUB (1941) unter Koppelungswechsel nicht mehr diese groben Veränderungen der interchromosomalen Beziehungen versteht, sondern nur die viel weniger auffälligen Verschiebungen der intrachromosomalen Bindungen[1]). Allein mit Koppelungen innerhalb eines Chromosoms und mit crossing-over durch Austausch von Chromatidenstücken beschäftigt sich die folgende Mitteilung. —

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für ständige Unterstützung.

I. Die Arten und Rassen.

Die Sippen, von denen die Rede sein wird, sind die folgenden:

O. ammophila Focke = *rigens* · *percurvans*, mit var. *germanica* Boed., beide aus Norddeutschland.

O. argillicola Mack. = *angustans* · *dilatans*, von BARTLETT.

O. atrovirens Sh. et. Bartl. = *pingens* · *flectens*, von DE VRIES.

1) Als Koppelungswechsel ist ursprünglich (R. 1927) der Übergang von strenger Bindung zu freier Spaltung und vice versa definiert worden, und so wurde der Begriff bis jetzt allgemein verstanden. Gegen die Erweiterung eines Begriffs auf Grund erweiterter Erfahrungen wäre nicht viel einzuwenden. Aber der Wechsel zwischen Gekoppeltsein und Nichtgekoppeltsein ist doch etwas anderes als die gleitende Stufung der crossing-over-Werte bei Vorhandensein von Koppelung. Ich ziehe es vor, bei der alten Definition des Koppelungswechsels zu bleiben und sonst von Veränderlichkeit der Austauschwerte oder der Koppelungsstärke zu sprechen.

O. Bauri Boed. = *laxans · undans*, aus Norddeutschland.
O. chicaginensis de Vries = *excellens · punctulans*, von de Vries.
O. biennis L. = *albicans · rubens;* a) Normalrasse aus Norddeutschland s S, b) var. *sulfurea* s s, c) Rasse von München S S, d) var. *cruciata* von Klebahn.
O. franciscana Bartl., homozygotisch, von Davis.
O. Hookeri T. et. G., homozygotisch, von de Vries.
O. Lamarckiana Ser. = *gaudens · velans*, rotnervige, nach R-r spaltende Rasse von Her. Nilsson. Dazu weißnervige Stämme von der Kanalküste bei Calais (leg. Lotichius 1940), von Quimper in der Bretagne (leg. Hepke 1940), von Hirosaki und Karuizawa in Japan (leg. Hanftmann 1939).
O. Lam. cruciata, kleinblütig, mit sepaloiden Kronblättern, früher *fallax cruciata* genannt.
O. Lam. mut. *brevistylis* = br-*gaudens* · br-*velans*, von de Vries.
O. Lam. mut. *decipiens*, homozygotische Translokationsmutante, auf dem Weg über die Halbmutante *erythrina* oder *rubrisepala* entstehend.
O. Lam. mut. *deserens*, homozygotische Translokationsmutante, aus der Halbmutante *rubrinervis* von de Vries entstehend.
O. Lam. mut. *latifrons*, homozygotische Translokationsmutante, aus mut. *rubricalyx* „Afterglow" entstehend, von Shull entdeckt, uns nicht aus eigner Anschauung bekannt.
O. Lam. mut. *rubricalyx*, aus der de Vriesschen Mutante *rubrinervis* bei *Gates* entstanden, *latifrons*-ähnliche Homozygoten (2 × „*rubricalyx* α") abspaltend, uns erst 1942 bekannt geworden.
O. M-*Lamarckiana* = M-*gaudens · velans*, mit rotrandigen Blättern, hybridogene Translokationsmutante (vgl. R. 1940).
O. parviflora L. (früher *pachycarpa* genannt) = *augens · subcurvans*, aus Norddeutschland und Baden.
O. purpurata Kleb., homozygotisch, von Klebahn.
O. rubricaulis Kleb. = *tingens · rubens*, aus Norddeutschland.
O. silesiaca mihi = *pingens · subcurvans*, aus Schlesien.
O. strigosa Rydb. = *deprimens · stringens*, von de Vries.
O. suaveolens Desf. = *allicans · flavens*, von de Vries und aus Norddeutschland (adventiv).

II. Die Komplexe.

Bis vor kurzem waren für keine der heterozygotischen Arten sämtliche Chromosomenenden mit Sicherheit beziffert. Erst Catcheside ist es neuerdings (1940) gelungen, für verschiedene der am meisten

bearbeiteten Komplexe die Chromosomenformeln endgültig aufzustellen, und dieser Fortschritt ist sehr bedeutsam für alle weitere exakte Analyse.

Catcheside bestimmt die Chromosomenenden einer Anzahl von Komplexen ganz oder zum Teil, ohne ein einziges Gen als Inhalt der behandelten Chromosomen zu nennen, durch Vergleich der Bindungen in der Meiose. Von einem gewissen Punkt ab, an dem z. B. für *curvans* wie für *albicans* noch die Wahl zwischen je neun verschiedenen Möglichkeiten offen bleibt, braucht er für die weitere Einengung kombinierte züchterische und cytologische Daten, die er in meinen Mitteilungen findet, und erst so kann er die Formeln für *albicans*, *curvans*, *flectens*, *gaudens* (*rubens*), *rigens* eindeutig festlegen. Zwei weitere Befunde, die er noch nicht kennt, nämlich daß *albicans* · h*decipiens* 6, 8 hat und h*purpurata* · *flectens* 4, 4, 4, 2, stimmen mit seinen Formeln überein.

Über meine Formeln (1933, 1938), von denen er keine anführt, sagt C. nur, sie stünden mit den älteren Festsetzungen der amerikanischen Autoren nicht im Einklang. Bei *albicans*, *curvans*, *gaudens* bin ich allerdings gegenüber dem jetzt stabilisierten Bezifferungssystem verschiedentlich in die Irre gegangen. Aber der Autor, der mich durch die Zuteilung von 7 · 14 an *albicans* in die Irre gewiesen hat, ist Catcheside (1937). Im übrigen steht es mit den Differenzen so:

Rigens hat nach C. (1940):

1 · 2 3 · 4 5 · 6 8 · 14 9 · 10 7 · 12 11 · 13

Rigens hat nach R. (1938):

1 · 2 3 · 4 5 · 6 8 · 14 9 · 10 7 · 11 12 · 13

Flectens hat nach C.:

1 · 4 2 · 3 5 · 7 6 · 10 8 · 9 11 · 13 12 · 14

Flectens hat nach R.:

1 · 4 2 · 3 5 · 7 6 · 10 8 · 9 11 · 14 12 · 13

Wie man sieht, besteht der ganze Unterschied darin, daß die Enden 11 und 12 in den beiden Formelpaaren vertauscht sind. Ich hatte ermittelt, daß die *lorea*-Spaltung der *velutiflexa* und der *flaviflexa* auf einer Translokation von 11 · 12 und 13 · 14 beruht, und hatte diese Translokation als 11 · 14—12 · 13 definiert, erstens mit dem Recht des zuerst Gekommenen (1933), zweitens unter Beibehaltung des von den amerikanischen Autoren gewählten Vertauschungsprinzips (vgl. 1 · 4—2 · 3, 5 · 8—6 · 7, 7 · 10—8 · 9). Seitdem war 11 · 14 der Träger des auffälligen *lorea*-Faktors, so wie 1 · 4 der Träger des ebenso auffälligen flexa-Faktors ist; beides Merkmale, die C. so wenig wie ein anderer Oenotherenzüchter bis jetzt aus eigener Anschauung kennen gelernt hat. Catcheside (1940) trifft nun an einer Stelle, an der nach seiner ausdrücklichen Erklärung in seinem System die Enden 11 und 12 noch gleichwertig sind, die Wahl gerade so, wie ich sie nicht getroffen habe und wie es bisher auch nicht üblich war. Weshalb? Wozu?

Catchesides Formeln sind vermutlich für andere Autoren schon jetzt die Grundlage für weitere Ableitungen geworden, und deshalb werde auch ich sie in Zukunft ohne Modifikation verwenden; das Chromosom z. B., das *flectens* mit *albicans* und mit *rigens* gemein hat und das in *flectens* den weniger auffälligen Schmalblattfaktor lor^2 in sich trägt, heißt nicht mehr 12 · 13, sondern 11 · 13, das lor^1-Chromosom heißt 12 · 14. Im Anhang gebe ich aber als Muster einen kleinen Teil des experimentellen Materials bekannt, das hinter meinen Formeln stand.

Was von den Strukturen der behandelten Komplexe bekannt ist, zeigt die folgende Zusammenstellung. Die vollständigen Komplexformeln stammen alle von Catcheside. Der Übersicht wegen sind auch die wenig bekannten Komplexe, die sich in Bearbeitung befinden, mit aufgeführt. Die Bedeutung der Gen-Symbole wird im nächsten Abschnitt erläutert. Wenn das Chromosomenende ermittelt ist, in dem ein Gen liegt, wird das durch die Stellung des trennenden Punktes angedeutet; ist eine solche Aussage noch nicht zu machen, so steht das Symbol anstelle des Punktes.

albicans: 1·fl 4 2·14 3 s m·6 5·7 9·pil 8 10·12 11 Lor^2 13; in den Eizellen von *O. biennis* und *O. suaveolens.*

augens: in Bearbeitung; in den Eizellen von *O. parviflora.*

curvans: 1·14 3 M·2 4·6 5·13 7·11 9·Pil 8 10·12; im Pollen von *O. muricata,* selten in den Eizellen.

^{h}*blandina:* 1·2 3 P^{vel}·4 5 Sp 6 7·10 8·13 9·14 11·12.

^{h}*decipiens:* 1·2 3 P^{vel}·4 5 Sp 6 7·14 8·13 9·10 11·12.

^{h}*deserens:* 1·2 3 P^{vel}·4 5 Sp 6 7·14 8·13 9·10 11·12[1]).

excellens: 1·2 3 p·4 5·6 7·10 9·8 11·12 13·14; in den Eizellen von *O. chicaginensis.*

flavens: 1·fl 4 3 s m·2 5 Sp let 6 7 B 8 9·10 11 def 12 13·14; in Pollen und Eizellen von *O. suaveolens.*

flectens; 1·Fl 4 3 M·2 5·7 6·10 9·Pil 8 11 lor^2 13 12 lor^1 14; im Pollen (selten in den Eizellen) von *O. atrovirens.*

^{h}*franciscana:* 1·2 3 P^{fra}·4 5 Sp 6 7·8 9·10 11·12 13·14.

gaudens: 1·2 3·11 4 n·9 5 Sp 6 7·12 8·14 10·13; in Eizellen und Pollen von *O. Lamarckiana.*

M-*gaudens:* 1·11 3 M·2, sonst wie *gaudens;* in Eizellen und Pollen von *O.* M-*Lamarckiana.*

^{h}*Hookeri:* 1·2 3 P^{Ho}·4 5 Sp 6 7·8 9·10 11·12 13·14.

^{h}*latifrons:* 1·2 3 P^{rbc}·4 5·6 7·10 8·14 9·13 11·12.

laxans: in Bearbeitung; in den Eizellen von *O. Bauri.*

percurvans: 11·13; dazu 1·12 und 4·14, oder 1·14 und 4·12, was durch Verbindung mit *curvans* zu entscheiden ist; im Pollen von *O. ammophila.*

pingens: 3 p 4; in den Eizellen von *O. atrovirens,* und sehr ähnlich in denen von *O. silesiaca.*

punctulans: 1 pus 4, 7 b 8; im Pollen, weniger in den Eizellen von *O. chicaginensis.*

^{h}*purpurata:* 1·2 3 P^{pur}·4 5·6 7·10 8·9 11·12 13·14.

1) ^{h}*deserens* ist bei Catcheside nicht aufgeführt, muß aber *rubricalyx* α entsprechen.

rigens: 1(R)2 3P^{rig}·4 5Sp6 7·12 8·14 9·10 11·13; in den Eizellen von *O. muricata* und *O. ammophila.*

rubens: 1R2 3S·11 4n·9 5sp6 7·12 8·14 10·13; im Pollen, seltener in den Eizellen von *O. biennis;* im Pollen von *O. rubricaulis.*

rubricalyx α: 1·2 3P^{rbc}·4 5·6 7·14 8·13 9·10 11·12; der nicht letale Komplex von *O. Lamarckiana* mut. *rubricalyx* von Gates, von ^{h}*deserens* wohl nur in P verschieden.

stringens: 1·4 3·2 7·8; in Bearbeitung bei Oehlkers; Pollen von *O. strigosa.*

subcurvans: in Bearbeitung; Pollen von *O. parviflora* und *O. silesiaca.*

tingens: in Bearbeitung; Eizellen von *O. rubricaulis.*

undans: in Bearbeitung; Pollen, selten Eizellen von *O. Bauri.*

velans: 1·2 3P^{vel}·4 5·8 7·6 9·10 11·12 13·14; in Eizellen und Pollen von *O. Lamarckiana.*

III. Allele Faktoren und allele Gene.

Die in Kreuzungsexperimenten mit *Oenothera*-Arten isolierten allelen „Faktoren" stellen oft Erbeinheiten höheren Grades dar, denen zwei- und mehrgliedrige Gruppen von Chromosomen zugeordnet sind. So sind der P m fl—p M Fl-Unterschied zwischen *velans* und *flectens* und der Lor—lor-Unterschied zwischen *velans* und *flectens* je in einem 4er-Ring der Meiose lokalisiert, der perc—Perc-Unterschied zwischen *flavens* und *percurvans* in einem 6er-Ring. Der Fortschritt der Analyse hängt dann davon ab, ob eine Komplexverbindung gefunden wird, n der eine solche Gruppe zunächst gekoppelt angetroffener Chromosomen durch Bildung freier Paare in Einzelchromosomen zerlegt wird; erst jetzt ist ein Faktor einem bestimmten Chromosom zuzuteilen. Und zu den Genen dringt die Analyse erst vor, wenn crossing-over inbezug auf den betreffenden Locus beobachtet wird.

In *flavens · flectens* ist die die Allele m fl—M Fl betreffende 4er-Ring-Spaltung der *velutiflexa* schon durch zwei Bivalentspaltungen ersetzt, und dabei erweisen sich Fl und M von *flectens* als voneinander unabhängig. Damit sind die „Simplexfaktoren"[1]) Fl und M isoliert. Beide haben noch recht pleiotrope Wirkung: Fl bedingt nickende Stengelspitzen, wonach der Name gewählt ist, dazu — das Merkmal ist allerdings modifikabel — geschweifte Kelchzipfelspitzen, und wirkt homozygotisch ausgesprochen subletal; M ruft rotrandige (marginate) und dazu verschmälerte Blätter und, jedenfalls im homozygotischen Zustand, verkürzte Kelchzipfelspitzen hervor (R. 1933, S. 217). Ob es sich dabei jeweils um ein polyphänes

1) Durch die Wortform soll ausgedrückt werden, daß es sich noch um einen Komplex von Genen handelt.

Gen oder aber um mehrere Gene an verschiedenen Locis handelt, wird erst zu entscheiden sein, wenn crossing-over eintritt (vgl. unten).

Die Auflösung des „Duplexfaktors" lor von *flectens*, der sehr schmale Blätter verursacht, ist noch nicht ganz geglückt. Durch die Kreuzung *biennis* × *velutiflexa* ist die Verbindung *albicans* · lor-*velans* zu gewinnen, mit gegenüber der gewöhnlichen *albivelutina* schon deutlich verschmälerten Blättern; sie bildet in der Meiose 2 Paare, nämlich 2× 1·4 und 2×11·13. Bei Selbstbestäubung entsteht eine Form, die wohl wieder etwas schmälere Blätter hat, aber noch lange keinen *lorea*-Typus darstellt; sie enthält das 11·13-Chromosom von *flectens* doppelt. Von dem Duplexfaktor lor ist hier also der eine Simplexfaktor frei gelegt, der lor^2 heißen soll. Der andre Teilfaktor lor^1, der in 12·14 liegt und wohl in erster Linie für den *lorea*-Charakter verantwortlich ist, ist noch nicht isoliert.

Der „Triplexfaktor" Perc von *percurvans* hat sich der Zerlegung bis jetzt auch widersetzt. Er läßt sich z. B. auf *flavens* übertragen, und die Verbindung *velans* · Perc-*flavens* spaltet ebenfalls nach Perc-perc, aber dieser Spaltung liegt ein 8er-Ring zugrunde; Perc ist hier also ein Quadruplexfaktor, dessen aus *velans* stammendes Allel perc homozygotisch verwirklicht werden kann. Günstiger verhält sich *flectens* · *percurvans*, weil hier Fl gegen Perc in einem 4er-Ring getauscht wird; aber das Dublett, das den jetzt zum Duplex reduzierten Faktor Perc beherbergt, ist noch nicht gesprengt worden.

Solange in einem Chromosomenpaar nur ein Allelenpaar bekannt ist, läßt sich an dem betreffenden Paar crossing-over nicht feststellen, auch wenn es vorkommen sollte. Die Loslösung des Fl-Gens von 1·4, und die des M-Gens von 3·2 sind nicht in *flavens* · *flectens* gefunden, sondern in *velans* · *flectens* bzw. in *albicans* · M-*gaudens*, also in Verbindungen, die die fraglichen Gene in Chromosomenringen enthalten. Und nun zeigt sich, daß das Fl für sich allein die subletale Wirkung nicht hat, und daß M für sich allein die Blätter nicht merklich verschmälert. Innerhalb der (Simplex-)Faktoren M und Fl sind also außer den Genen M und Fl noch andere Gene aufzusuchen.

Im Chromosom 3·4 von *velans* und den verwandten Komplexen sind als Bestandteile des P-Faktors ermittelt worden die Gene S, P, N. Solange S P N und s p n einander in einem freien Chromosomenpaar gegenüberstehen, läßt sich bei der Entstehung von S P n oder s p N nicht entscheiden, was beim crossing-over den Ort gewechselt hat, N oder S P. Sicherheit gibt erst die Verfolgung der Austauschvorgänge in solchen Verbindungen, in denen das 3·4-Chromosom in einem vier- oder mehrgliedrigen Ring liegt.

Es ergibt sich also: Faktoren, die einem einzelnen Chromosom zugeordnet sind (Simplexfaktoren), werden dort isoliert, wo das betreffende Chromosom sich mit einem homologen zu einem freien Paar verbinden kann; Gene werden durch crossing-over in mehrgliedrigen Ringen isoliert. Der Faktor lor^1 z. B. von *flectens* kann vorläufig nicht abgetrennt werden, weil kein zweiter Komplex mit dem Chromosom 12·14 bekannt ist, aber das Gen lor^1 könnte in einer beliebigen *flectens*-Verbindung durch den günstigen Zufall eines crossing-over erfaßt werden. Bei dem Gen Cu von *curvans* ist dieser günstige Fall eingetreten; der Simplexfaktor Cu dagegen ist noch nicht darstellbar, weil die drei Chromosomen 1·14, 4·6 und 5·13, von denen eines ihn enthalten muß, in keinem anderen bekannten Komplex vorkommen.

IV. Übersicht der gefundenen Faktoren und Gene.

B, für breites Blatt, in 7·8 von *flavens*, dominant, nicht letal. Ermittelt in *flavens* · *curvans* (R. 1925, S. 8 ff.), in dem Ring 7·8—8·9—9·10—10·12—12·11—11·7. Von den 3 *flavens*-Chromosomen kann nur 7·8 Träger von B sein, weil in *flavens* · *velans*, wo 9·10 und 11·12, aber nicht 7·8 gepaart vorkommen, Spaltung nach der Blattbreite nicht eintritt. Der allele Triplexfaktor **b** von *curvans* bedingt außer schmalem Blatt auch schlanke hohe Stengel, feine Behaarung und etwas spreizende Kelchzipfelspitzen, isoliert ist erst der Behaarungsfaktor Pil in 9·8. — Bivalentspaltung nach B-b wurde bei *flavens* · *punctulans* festgestellt (R. u. Cleland 1933, S. 316); in *flavens* · ^{b}*Hookeri* sollte sie auch zu entdecken sein. — Im 7·8-Chromosom von *flavens* ist eine sehr auffällige Schmalblattmutation **Ta,** *taeniata*, aufgetreten (R. 1936); der Erbgang von Ta ist viel leichter zu verfolgen als der von B, und die Versuche mit *taeniata* haben die Deutung der Abkömmlinge der B-*flavae* überall bestätigt.

br, für *brevistylis*, kurzgrifflige Blüte, eine der ältesten de Vriesschen Mutationen der *O. Lamarckiana*. Immer rezessiv gegen **Br,** normalgrifflig. Lage noch nicht bekannt, weil immer durch häufiges crossing-over ausgetauscht.

Ce, für nickende *(cernua-)* Gipfel in *angustans* und *dilatans*, dominant über **ce,** aufrechte Gipfel, in der sehr stark nickenden *O. argillicola* homozygotisch verwirklicht. Ermittelt in den Verbindungen mit *albicans* und *flavens* (Mickan 1935, bestätigt von R. 1941, S. 224). Liegt vielleicht im 4-Ende wie **Fl,** dem es in der phänischen Wirkung sehr ähnlich ist (Mickan). *Dilatans* · *curvans* nickt stark (Mickan Fig. 13).

cr, für cruciate Blüte, versus **Cr,** normale Blüte. Dominanz wechselnd, Erbgang anomal (vgl. R. 1937c). Chromosom nicht bekannt.

Cu, für nickende *(curva-)* Gipfel, den Leitcharakter von *curvans*, ausgesprochen dominant über **cu,** aufrechte Gipfel, homozygotisch letal oder subletal; vielleicht in 4 wie **Fl.** Ermittelt in *flavens · curvans* (R. 1925, S. 5 ff.); liegt hier in dem Ring 1 · 4—4 · 6—6 · 5—5 · 13—13 · 14—14 · 1, der von beiden Komplexen die Letalfaktoren enthält. Faktor bis jetzt nicht isolierbar, crossing-over beobachtet.

def, für defekte Kelchblätter, in *flavens*, rezessiv gegen **Def,** normale Sepala. Ermittelt in *flavens · flectens* und *flavens · velans* (R. 1933, S. 240). Gehört bei der *lorea*-Spaltung der *flaviflexa* dem Dublett 11 · 12 + 13 · 14 an; die Defektwirkung des Triplexfaktors B in *flavicurva* (R. 1925, S. 16) geht mindestens teilweise auf Rechnung von def, und der 6er-Ring der *flavicurva* enthält 11 · 12. Crossing-over nicht beobachtet.

Fl, für nickende *(flexa-)* Gipfel, den Leitcharakter von *flectens*, dominant über **fl,** aufrechte Stengelspitzen, homozygotisch subletal, in 1 · **4.** Ermittelt in *flavens · flectens* und in *albicans · flectens* (R. 1933, S. 219, 226, Fig. 7—10, 16). Die Stengelkrümmung der *flexae* ist etwas schwächer als die der *curvae*, Cu Fl-Formen nicken besonders stark.

fr, für sterilen Pollen, in *stringens*, rezessiv gegen **Fr,** fruchtbaren Pollen. Ermittelt von Oehlkers (1926, S. 407 ff), genauer studiert von Harte (1942), dem Chromosom 3 · 2 zugeschrieben. Uns nicht aus eigener Anschauung bekannt.

let, Letalfaktor von *flavens*, rezessiv gegen $+^{let}$ in allen anderen Komplexen, im Chromosom 5 · 6. Ermittelt in *flavens · rubens* (Oehlkers 1923). Crossing-over beobachtet.

lor, für schmal bandförmige *(lorea-)* Blätter, in 11 · 13 + 12 · 14 von *flectens*, nicht ganz rezessiv gegen **Lor,** breitere Blätter, z. B. von *flavens*, *rubens*, *velans*, *albicans*, homozygotisch subletal. Ermittelt in *flavens · flectens* und *velans · flectens* (R. 1933, S. 219, Fig. 3—6). Die Lor-*flexae* nicken schwächer als die lor-*flexae*. Der in 11 · 13 liegende Teilfaktor $\mathbf{lor}^2$ bedingt homozygotisch schon ziemlich schmale Blätter, der in 12 · 14 liegende Faktor $\mathbf{lor}^1$ ist noch nicht isoliert. Crossing-over nicht beobachtet.

M, für rotrandige (marginate) Blätter, in 3 · 2 von *curvans* und *flectens;* auch in *angustans*, *dilatans*, *subcurvans;* dominant über **m,** immarginate, grünrandige Blätter, homozygotisch nicht letal; bedingt auch leichte Rotfärbung der Haarpolster (ähnlich wie P, doch schwächer), dazu schmälere Blätter und kürzere Kelchzipfelspitzen als m von *flavens*. Zuerst ermittelt in *flavicurva* (R. 1925, S. 8), dann auch in *flaviflexa* (R. 1933, S. 219), in *flavens · angustans* und *flavens · dilatans* (Mickan

1935, S. 4 ff.); in *flavens · subcurvans* von Rudloff (1930, S. 519) in einem 4er-Ring gefunden. — Crossing-over mehrfach beobachtet.

Mac, für rotfleckige, maculate Rosettenblätter, dominant über **mac,** nicht gefleckte Blätter, in *flavens*, *gaudens*, *rubens*, auch in dem Pollenkomplex *maculans* (danach das Symbol gewählt) der *O. Shulliana* nach Sturtevant (1931, S. 370); nicht vorhanden z. B. in *albicans*, ^{h}*Hookeri*, *velans*. Die purpurroten, bis einige Millimeter im Durchmesser haltenden Flecken sind vor dem Schießen der Stengel sehr auffällig, verlieren sich aber später so vollständig, daß der Erbgang noch nicht hat verfolgt werden können. Nach Sturtevant (l. c.) ist das Verhalten des Merkmals in Kalifornien für die Klassifikation günstiger.

n, für *nanella*- oder Zwergstatur, rezessiv gegen **N,** hohen Wuchs; homozygotisch nicht letal; bei *O. Lamarckiana* in der „Mutante" *nanella* gefunden von de Vries, dort ursprünglich dem *gaudens*-Komplex angehörend, nicht selten durch crossing-over auf *velans* übergehend, dann mit P gekoppelt, also in 3 · 4, und zwar im 4-Ende (R. 1933, S. 245). In *gaudens* und *rubens* in **4** · 9, aber hier noch nicht zu isolieren. Crossing-over bei verschiedenen Verbindungen beobachtet.

P, für rotgetupfte (punktierte) Stengel und Fruchtknoten, dominant über **p,** ungetupfte Stengel, zuerst beobachtet in *velans* (R. 1916, S. 862; 1917, S. 248). Von Emerson u. Sturtevant (1931, S. 410) im 3-Ende von 3 · 4 lokalisiert. P von *velans* bedingt auch rotbraune Streifung der Kelchzipfel, und an der Tiefe der Kelchfärbung sind die P P- von den P p-Formen wohl zu unterscheiden, während die Auffälligkeit der roten Tupfen bei P p wie P P nur von der Stärke der Haarbasen abhängt. Die ebenfalls durch P verursachte Färbung der jungen Früchte ist vergänglich und wenig genau studiert (vgl. R. 1917, S. 157).

Auch *rigens* besitzt einen Tupfenfaktor P, vererbt aber nicht rotstreifige, sondern zuerst fast grüne, später leicht rot überlaufene Kelche. Die beiden P-Faktoren wurden deshalb zuerst als P Str und P str auseinander gehalten (R. 1925, S. 67). Es ergab sich weiter, daß die übrigen mit P ausgestatteten Komplexe jeweils verschieden starke Kelchfärbung vererben, so ^{h}*Hookeri* schon etwas schwächere als *velans* (R. 1925, S. 97; 1929, S. 96 als P Str′ bezeichnet), ähnlich ^{h}*purpurata*, ^{h}*franciscana* noch schwächere, die beiden Komplexe der *O. Lamarckiana* mut. *rubricalyx* von Gates aber die allerstärkste, die zudem auch noch auf das Hypanthium übergreift; die phänischen Wirkungen zweier verschiedenen P-Faktoren werden in der Kelchfärbung ebenso summiert wie die zweier identischen. Für diese Stufen der Pigmentierung sind

verschiedene Systeme von Symbolen verwendet worden. Shull (1923a, S. 93) wählte R^h, R^c, r^c, aber zu der Zeit war R schon für Rotnervigkeit vergeben. Emerson (1931, S. 392) schreibt P^s, P^{s-1}, P^{s-2}, p, p^l, und in der Fig. 2 (S. 391) gibt er instruktive schematische Bilder der verschiedenen Kelchfärbungen. Ich halte es, weil die Reihe der P-Allele immer länger wird, für das Zweckmäßigste, als Indices Abkürzungen der Komplexe zu gebrauchen. Nach der Stärke der Pigmentierung geordnet sind dann die am besten bekannten Allele: $\mathbf{P}^{prbr} \rangle \mathbf{P}^{vel} \rangle \mathbf{P}^{pur} \rangle \mathbf{P}^{Ho} \rangle \mathbf{P}^{fra} \rangle \mathbf{P}^{rig} \rangle$. Dazu kommen, grüne Kelche vererbend, $\mathbf{P}^{str}$ in *stringens*, $\mathbf{P}^{ti}$ in *tingens*, $\mathbf{P}^{pun}$ in *punctulans*, von denen noch nicht sicher ist, ob sie mit den älteren Gliedern der Reihe isotop sind. Dasselbe gilt für den Tupfenfaktor von *percurvans*, $\mathbf{P}^{prc}$, der eine besondere Stellung einnimmt: er läßt den Kelch im ganzen ungefärbt, bedingt aber Stengeltupfen, die zu ansehnlichen roten Warzen werden können und die auch auf die Kelchblätter übergehen (vgl. R. 1937, S. 197, Fig. 8). Das Symbol **p** steht für nichtpunktierten Stengel und grünen Kelch, und nötigenfalls kann die verschiedentliche Herkunft wieder durch einen Index präzisiert werden. *Gaudens* z. B. läßt die Kelchstreifung von *velans* etwa ebenso deutlich zum Ausdruck kommen wie *flavens*, *albicans* schwächt sie beträchtlich ab, und *albicans* · ^{h}*franciscana* ist fast grünkelchig, so daß Emerson (1931a, S. 339) und Davis (1937) von dominantem Grün ($Gr = p^{al}$) und rezessivem Rot ($gr = P^{fra}$) sprechen konnten.

Ob die **P**-Faktoren als pleiotrope, die Pigmentierung verschiedener Organe beeinflussende Einzelgene zu verstehen sind, oder als Gruppen eng gekoppelter Gene, ist noch nicht völlig sicher. Bei *O. Hookeri* trat einmal ein Individuum mit normalen Tupfen aber grünem Kelch auf; leider war die Nachkommenschaft normal, die Mutation war also nur in der Epidermis der chimärischen Pflanze vorhanden gewesen.

Daß **P** und **M** in weiterem Sinn allel sind, wurde früh erkannt (R. 1925, S. 43) an der Spaltung von *velans* · M-*flavens*. Daß sie durch crossing-over ausgewechselt werden (R. 1941, S. 276), beweist ihre gleiche oder wenigstens ähnliche Lage im 3-Ende. Da zudem marginate **p**-Formen bei kräftiger Behaarung sogar hellrote Stengeltupfen haben können, da bei gleichzeitigem Vorhandensein von P und M die Kelchfärbung ähnlich tief ist wie bei P P-Formen, und da bei *O. Hookeri* die Blätter zeitweise rotrandig erscheinen, ist es nicht unwahrscheinlich, daß P und M in eine und dieselbe Reihe multipler, isotoper Pigmentgene gehören.

pil, für *pilosus*, haarig, bräunliche etwas abstehende Behaarung der Blätter und besonders der Kelche, in *albicans* von *O. biennis* wie von *O. suaveolens;* rezessiv gegen **Pil,** farblose Behaarung, in allen anderen Komplexen. Ermittelt in *albicans · flectens* (R. 1933, S. 225); früher in *albicans · b-flavens* die Wirkung von Pil aus *curvans* beobachtet (R. 1925, S. 125; 1933, S. 218). Liegt in 9 · 8 (R. 1938, S. 320). Von *albicans* durch crossing-over auf *velans* übergegangen. Liegt im 8-Ende, weil in *flavens · pil-velans* in dem die Letalgruppe 5 · 8 + 6 · 7 enthaltenden 4er-Ring. Denn in der F_2 der Pil pil-*flavivelutina* sind keine bräunlichen pil pil (83 Pflanzen, 1933/104); *biennis* × Pil pil-*flavivelutina* gibt u. a. 42 pil-*albivelutina* und 5 Pil-*albiflava* (1934/155); und *albiflava* × Pil pil-*flavivelutina* gibt u. a. 21 + 7 pil-*albivelutina* und 12 + 36 Pil-*albiflava* (1934/156).

Die **Pil**-Faktoren der verschiedenen Komplexe sind natürlich nicht identisch. Z. B. vererben *flectens* und *curvans* feine seidige, *flavens* mehr flaumige Behaarung (vgl. R. 1933, S. 224 f., Figg. 13 u. 14), *rubens* ähnliche wie *flavens*, *velans* starke abstehende; *dilatans* vererbt selber (rezessive) Haarlosigkeit, läßt aber die charakteristische pil-Farbe der Behaarung in der *albicans*-Verbindung nicht in Erscheinung treten (vgl. R. 1941, S. 226). Die Behaarung auch von albicans ist also durch ein System von Genen bedingt, unter denen **pil** nur untergeordnete Bedeutung hat.

Perc, für besonders stark überhängende *(percurva-)* Gipfel, den Leitcharakter von *percurvans*, und oft von unten an plagiotrope Hauptstengel; dominant über **perc,** aufrechte Gipfel und orthotrope Stengel, als Triplexfaktor homozygotisch nicht gerade subletal, aber die Perc Perc-*flavipercurva* doch geschwächt, sehr schiefstenglig (R. 1933, S. 222, Fig. 11). Cu Perc- und Fl Perc-Formen nicken sehr stark. Chromosom noch nicht bekannt. Crossing-over nicht beobachtet.

pus, für *pusilla*, eine *nanella*-ähnliche Zwergstatur, in *punctulans*, rezessiv gegen **Pus,** hohen Wuchs. Ermittelt in *albicans · punctulans* und *flavens · punctulans* (R. u. Cleland 1933, S. 279). Liegt vermutlich in 1 · 4 und ist deshalb vielleicht isotop mit dem im 4-Ende gelegenen *nanella*-Gen **n.** Identisch sind die beiden Staturgene nicht, denn *rubens · punctulans* ist nicht zwergig. Crossing-over nicht bekannt.

R, für Rotnervigkeit der Blätter, dominant über r, Weißnervigkeit, von Her. Nilsson (1915) bei *O. Lamarckiana* entdeckt, zwischen *velans* und *gaudens* ständig ausgetauscht, homozygotisch letal. Von Emerson u. Sturtevant (1931, S. 410) dem Chromosom 1 · 2 zugesprochen. In *O. biennis* an *rubens*, in *O. muricata* von Venedig an *rigens* gebunden.

Kann z. B. in ^{h}*Hookeri* eingelagert werden, ist auch hier nicht homozygotisch realisierbar. Crossing-over in einigen Verbindungen gefunden, Lage im Chromosom 1·2 noch nicht bekannt.

$\mathbf{R}^{exc}$, für Rotnervigkeit, in *excellens*, dominant über r, Weißnervigkeit. Ermittelt in den Verbindungen mit r-*rubens*, *gaudens*, *velans* (R. u. Cleland 1933, S. 278), anscheinend homozygotisch nicht letal, also mit $\mathbf{R}^{rub}$ (so schon bei R. u. Cl. unterschieden) nicht identisch, aber wohl im gleichen Chromosom 1·2. In einem Dublett, vermutlich [1·2+3·4], auch in *flavens* einzugliedern. Crossing-over nicht bekannt.

$\mathbf{R}^{pin}$, Rotnervfaktor von *pingens*, dominant (R. 1937, S. 95). Mit R^{rub} nicht identisch, weil *pingens*·R-*rubens* lebt. Homozygotisch noch nicht zu prüfen gewesen, weil nie von *pingens* abgetrennt, weder durch Bivalentspaltung noch durch crossing-over. Chromosom deshalb unbekannt.

$\mathbf{R}^{aug}$, Rotnervfaktor von *augens*, dominant (Rudloff 1930, S. 505). Verhält sich wie R^{pin}.

s, für *sulfurea*, schwefelgelbe Blumenblätter, rezessiv gegen **S**, sattgelbe Petala, ohne subletale Wirkungen. Bei *O. biennis* und *O. suaveolens* als Mutante beschrieben von de Vries. Gehört in beiden Arten dem *albicans*-Komplex an, geht aber durch crossing-over nicht zu selten auf den Partnerkomplex über. Ist dann in P führenden Komplexen mit P gekoppelt, liegt also im 3-Ende (Emerson u. Sturtevant 1931, S. 411), somit in *albicans* im Chromosom 3·6, das noch in keinem andern Komplex angetroffen wurde.

Sbc, für ganz leicht nickende *(subcurva-)* Gipfel, dominant über **sbc**, aufrechte Gipfel, in *subcurvans* von *O. parviflora* wie von *O. silesiaca*. Chromosom unbekannt. Crossing-over nicht beobachtet. — Daß Prc〉Cu〉Ce〉Fl〉Sbc eine Reihe multipler Allele bilden, ist nicht unwahrscheinlich.

sp, für stumpfe Blätter und stumpfe Blütenknospen, in *rubens*, rezessiv gegen **Sp**, spitze Blätter und Kelche, in allen anderen Komplexen. Ermittelt in *rubens*·*flavens* (R. 1925, S. 236). In das 5·6-Chromosom verlegt von Emerson u. Sturtevant (1931, S. 411). Crossing-over einmal beobachtet.

vet, für *vetaurea*, altgoldfarbene Blumenkrone, rezessiv gegen **Vet**, sattgelbe Petala. Von Shull (1921) als Genmutante bei *O. Lamarckiana* entdeckt. Nach Emerson u. Sturtevant (1932, S. 395) in 1·2. Homozygotisch mit Andeutung subletaler Wirkung: die Sämlinge sind zu einem Teil auffallend gelb, aber solche Pflanzen erholen sich und lassen sich nach dem Schießen der Stengel von den schon anfänglich grünen nicht unterscheiden. Crossing-over häufig.

V. Die beobachteten Fälle von crossing-over.

1. Austausch der Blütengröße-(Co-)Gene.

Daß bei Kreuzung von Arten, die sich in der Blütengröße beträchtlich unterscheiden, in der nächsten Generation deutliche Spaltung nach der Blütengröße und der damit gekoppelten Griffellänge eintritt, ist früh beobachtet worden (DE VRIES 1913; DAVIS 1917; R. 1917, S. 219 ff.). Auffällig daran war vor allem, daß der Austausch der Co-Allele auch bei solchen Verbindungen, die in der Diakinese alle Chromosomen in einen oder in zwei große Ringe ordnen, so gut wie frei erfolgt, und deswegen haben die Autoren, die die Erscheinung studierten, sich erst nach sorgfältiger Prüfung dazu verstehen können, den Austausch auf crossing-over zurückzuführen (EMERSON u. STURTEVANT 1931, 1932; 1928, 1929; R. 1933).

Keine Andeutung von Koppelung der Co-Gene an die angestammten Komplexe ist zu finden bei den Zwillingsbastarden zwischen *O. biennis* und *O. Lamarckiana*. Bei Rückkreuzung der *albata*-Zwillinge mit *O. Lamarckiana* wurden gezählt (R. 1917, S. 220):

(bien. × Lam.) albilaeta F_1 × Lamarckiana	45	großbl.	46	kleinbl.
Lamarckiana × albilaeta F_1	40	„	41	„
Lamarckiana × albivelutina F_1	24	„	22	„
zusammen	109	„	109	„

In solchen Rückkreuzungsfamilien ist die Klassenbildung völlig sicher, weil zwischen den großblütigen co co und den kleinblütigen Co co ein augenfälliger Abstand liegt. Bei Selbstbestäubung kommt eine dritte Klasse, Co Co, hinzu, die wohl in ihren Minus- aber nicht in ihren Plusvarianten sich durch besonders kleine Blüten von der Co co-Klasse abhebt. Auch die Messung der Kronblätter, anstatt bloßer Inspektion, erlaubt keine Trennung der kleinblütigen Co-Homozygoten von den intermediären Heterozygoten, wie ein späterer Versuch gezeigt hat.

In der folgenden Tabelle ist:

A: die Wiederholung der Rückkreuzung *albilaeta* F_1 × *Lamarckiana*, und zwar sind nur die *Lamarckiana*-, also *gaudens* · *velans*-Pflanzen gemessen, nicht wie früher (1917, S. 213) auch die *albilaeta* und die *albivelutina* mitgezählt. 1924/95.

B: *Lamarckiana* kleinblütig, Co co, aus 24/95, selbstbestäubt; 1925/27.

C: *Lamarckiana* großblütig, co co, aus 24/95, selbstb.; 1925/28.

D: *Lamarckiana* großblütig, Kronbl. 41 : 53 mm, aus 25/27, selbstb.; 1926/86.

E: *Lamarckiana* kleinblütig, Kronbl. 27 : 33 mm, aus 25/27, selbstb.; 1926/87.

In F und G ist das schon früher (R. 1925, S. 125) mitgeteilte Ergebnis einer Messungsreihe wiederholt, das sich auf die Kreuzung *albilaeta* F_1 × *Hookeri* bezieht; F gibt die Zahlen für *albicans* · ^{h}*Hookeri*, G die für *gaudens* · ^{h}*Hookeri*.

Tabelle.

Variabilität der Kronblattlänge; in mm.

	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	n
A.									3	4	4		1	2				1	1	1	2		1	5	1			14 + 12 = 26
B.	2	8		3	5	6	3	2	6	2	1					2	3		1					1				38 + 7 = 45
C.																				1	10	3	12	15	18	14	1	74
D.																1	1		2	5	6	1	1					17
E.			2		2	2	2																					8
F.							2	5	1			2		1	2	3	1	2	1	1								10 + 11 = 21
G.							2	2	6	2						1		1	1	2	4	2	2	1	1			12 + 15 = 27

Variabilität der Kronblattbreite; in mm.

	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	n
A.							2	2	5	1	2	2					2		1	3		1	2		1	1	1		14 + 12 = 26
B.	4	3	6	7	3	2	3	4	1		5		1				2	1		1		1					1		39 + 6 = 45
C.																					2	5	4	18	20	11	12	2	74
D.																1	1		1	4	4	3	1	1	1				17
E.		2	2				4																						8

Es ist zu sehen: In A sind großblütig co co und kleinblütig Co co gut getrennt sowohl in der Länge wie in der Breite der Petala, und die beiden Klassen sind gleich groß, enthalten 14 und 12 Pflanzen.

In B transgredieren augenscheinlich die ganz kleinblütigen Co Co und die mittlerblütigen Co co. Die großblütigen co-Homozygoten sind unerwartet gering an Zahl gegenüber den vereinigten mittler- und kleinblütigen, 7 gegen 38 statt 11 gegen 34. Vielleicht ist verschiedene Geschwindigkeit des Pollenschlauchwachstums im Spiel, wie in anderen Fällen experimentell sichergestellt ist.

In C ist die Streuung recht gering und ziemlich symmetrisch.

In D sind die Maße gegenüber A und C nach den kleinen Werten hin verschoben, was vielleicht von dem Zeitpunkt der Messungen herrührt.

In E kehren die Werte der Minusvarianten von B wieder. Das ausgewählte sehr kleinblütige Individuum war also wirklich Co Co gewesen.

F und G sind mit A wohl vergleichbar; die kleinblütigen sind zusammen 22, die großblütigen 26.

Damit ist wohl von neuem bestätigt, daß in der *albilaeta*, die in der Diakinese zwei Ringe von 8 bzw. 6 Gliedern bildet, die Spaltung nach der Blütengröße unifaktoriell ist und daß in ihren Keimzellen Co- und co-Gonen gleich häufig sind, eine merkbare Koppelung zwischen den Co-Faktoren und ihren angestammten Komplexen also nicht besteht. Dasselbe gilt für die *albivelutina*, die in der Diakinese einen 14-gliedrigen Ring bildet.

Über die Spaltung nach der Blütengröße bei *albicans* · ^{h}*Hookeri* hat Langendorf (1930) eingehende Untersuchungen angestellt, deren Ergebnisse Emerson u. Sturtevant (1931, S. 402 f.) übersichtlicher zusammenfassen, als es der Autor selber tut. Wo in der Tabelle V (S. 514) von Langendorf die Grenze zwischen klein- und großblütig zu ziehen ist, läßt sich nicht sicher entscheiden. Der Autor selber zählt 73 groß- und 64 kleinblütige, aber ebensogut könnte man 77 groß- und 60 kleinblütige rechnen, was sich von dem theoretischen Verhältnis 1:1, wie es bei der Rückkreuzung *albihookeri* × *Hookeri* im Falle freier Spaltung zu erwarten ist, beträchtlich entfernt. Oehlkers (1940) hat dieselbe Verbindung studiert und bei feuchter Kultur etwa 44% kleinblütige *Hookeri* in der Rückkreuzung *albihookeri* × *Hookeri* gefunden, bei trockener Kultur 37% (S. 166, Tab. 4); bei Behandlung mit Temperaturwechsel schwankte die Häufigkeit der kleinblütigen *Hookeri* gar zwischen 49% und 31% (S. 170, Tab. 5 u. 6). Hier scheint also die Bindung von co an ^{h}*Hookeri* — und entsprechend von Co an *albicans* — sehr deutlich. Leider müssen wir bei den Oenotheren immer mit Störungen durch Gonenkonkurrenz rechnen. Bei der geringen Häufigkeit der *albicans*-Embryosäcke in der *albihookeri* (etwa 3,5%) dürfte Konkurrenz allerdings wenig ins Gewicht fallen, aber die

Tatsache, daß bei Feuchtkultur die albata nur großblütig, also nur als co-crossover auftrat (27 Pflanzen), bei Trockenkultur gleich häufig groß- und kleinblütig (zusammen 25 Pflanzen), ist doch auffallend. Ob unter den „albata" nicht einige p P-Hookeri waren, soll nicht diskutiert werden (vgl. unten S. 156). Im ganzen sprechen die Versuche von Oehlkers und von hier aus betrachtet auch die von Langendorf dafür, daß bei *albihookeri* die Co-Faktoren nicht ganz unabhängig von den Komplexen ausgetauscht werden, aber weitere Prüfung tut doch not.

Andere Kreuzungen zeigen die Spaltung nach der Blütengröße um so deutlicher, je verschiedener die Blütengrößen der beteiligten Arten sind. Als auf crossing-over beruhend ist die Co-Spaltung mit Sicherheit nur dann anzusprechen, wenn die Diakinesekonfiguration ein einziger Ring ist, wie bei *velans · curvans* (vgl. R. 1925, S. 78 ff.), *rubens · flectens*, oder wenn durch freie Paare bedingte Austauschvorgänge von der Co-Spaltung unabhängig sind, wie bei *velans · rubens* (r-R; vgl. R. 1925, S. 33 ff.), *flavens · rubens* (Sp-sp), ^{h}*Hookeri · rubens* (r-R und Sp-sp). Die Spaltung scheint überall unifaktoriell, die Zahlenverhältnisse sind aber nirgends genauer festgestellt. Wo mehrere freie Paare vorhanden sind, wie bei *flavens · velans*, *pingens · velans*, *rigens · velans*, *rigens · gaudens*, *rigens · rubens*, *albicans · curvans*, *albicans · flectens*, ist nicht zu entscheiden, ob crossing-over vorliegt, doch ist aus Analogiegründen anzunehmen, daß auch hier crossing-over vorkommt.

2. Austausch von Br-br.

Schon de Vries (1913, S. 189) hat berichtet, daß die Zwillingsbastarde von *O. Lamarckiana brevistylis* mit *O. biennis*, *Cockerelli*, *Hookeri*, *muricata* als Müttern in der F_2 zu etwa 25 % *brevistylis* abspalten. Am wichtigsten sind davon die auch von Oehlkers (1938, S. 280) studierten Verbindungen *albicans · velans* und *albicans · gaudens*, die in der Diakinese einen Ring von 14, bzw. zwei Ringe von 8 und von 6 Gliedern bilden. Hier muß sich der Austausch Br-br auf dem Weg des crossing-over vollziehen. Ebenso verhält sich nach Emerson und Sturtevant (1932, S. 408) die Verbindung *jugens* · br-*gaudens* (aus *O. Shulliana* × br-*Lam.)*, ebenfalls mit einem 14er-Ring[1]). Wird *O.* br-*Lamarckiana* mit rotnerviger *O.* Br-*Lamarckiana* gekreuzt, so erweisen sich nach Emerson u. Sturtevant (1932, S. 408) R und Br in der Spaltung als voneinander unabhängig. R-r wird nur mit Hilfe des freien Paars ausgetauscht, für Br-br gilt das augenscheinlich nicht.

1) Mit *jugens* ist vermutlich *jungens* (oder *jugans?*) gemeint; vielleicht nehmen die Autoren des Namens die Emendation vor.

Unabhängige Spaltung von br und vet (Altgoldfarbe der Blüte) hat Shull schon früher (1928, S. 1337) festgestellt; vet liegt in 1·2 wie R.

Einige Ergebnisse eigener Versuche sind im folgenden summarisch zusammengestellt. Wenn nicht anders angegeben, handelt es sich um durch Selbstbestäubung gewonnene F_2-Generationen.

Abb. 1. O. (rubiflexa × Lam. brev.) flexilaeta F_2, rechts normal, links brevistyl. 28. IX. 29, aus 44.

albicans · gaudens: 6 Br : 4 br (27/214); 9 : 5 (28/40); 35 : 9 (31/61); 2 : 3 (31/62). Zusammen 52 Br, 21 br. (Oehlkers findet genau 51 :17.)

albilaeta × br-Lam.: 4 Br, 2 br (27/215).

flavens · gaudens: 58 Pfl., teils laeta, teils lutescens, beide teils Br, teils br (27/220).

sp-flavens · gaudens: 25 Br Sp, 9 Br sp, 11 br Sp, 3 br sp (theoretisch 27 : 9 : 9 : 3); oder 34 Br und 14 br, 36 Sp und 12 sp (31/68).

flavens · gaudens (abgeleitet): 78 Br, 18 br (31/69).

flectens · gaudens: 49 : 7 (29/44); 29 : 6 (31/48); 31 : 5 (31/60). Zusammen 117 Br, 18 br. — Abb. 1, 2.

pingens · gaudens: 13 Br, 2 br (27/261).

velflectens · gaudens: 50 : 25 (31/58); 46 : 6 (31/57). Zusammen 96 Br, 31 br.

albicans · velans: 8 Br, 2 br (27/266; 28/41). (Oehlkers findet 47 : 18; 49 : 6.)

albilaeta × albivelutina: 11 albivelutina, 9 Br, 2 br; 22 Lamarck., 15 Br, 7 br; im ganzen 24 Br, 9 br (27/216).

flavens · velans: 61 flavivelutina, Pp, PP, pp, alle teils Br, teils br (27/221). 58 flavivelutina, 12 Pp, 8 Br, 4 br; 46 PP, 33 Br, 13 br; keine pp; im ganzen 45 Br, 17 br (31/73).

flectens · velans: 10 : 2, 3 : 6, 9 : 4, 57 : 3 (31/55, 56, 59, 322). Zusammen 78 Br, 15 br.

pingens · velans: 32 pictivelutina, Pp und PP, 13 Br, 19 br (27/218).

Abb. 2. Flexilaeta brevistyl, aus 29/44.

R-rubens · velans: 16 Br, 4 br, unter beiden R und r (29/42). — 4 Br, 2 R, 2 r, und 2 br, 1 R, 1 r (31/50).

r-rubens · velans: 46 Br, 6 br (29/41). — Abb. 3.

R-rigens · velans: 60 rigivelutina, 31 Br, 29 br, beide teils R, teils r, in der Blütengröße und Kelchfärbung sehr verschieden (27/219).

In den folgenden Versuchen war br-*flectens*, aus br-*flexilaeta* gewonnen, mit einigen anderen Komplexen verbunden.

albicans · br-flectens: 10 : 7, 7 : 2, 5 : 4 (31/63, 64, 65). Zusammen 22 Br, 13 br.

rubens · br-flectens: 80 Br, 15 br (31/70).

flavens · br-flectens: 70 Pflanzen verschiedener Konstitution, in allen Formen Br und br (31/67). — 91 wie vorher, Br und br (31/66). — Abb. 4.

Wie man sieht, schwanken die Spaltungszahlen sehr. Daß für das gewöhnliche Defizit von br einerseits die größere Sterblichkeit der rezessiven Zygoten, andrerseits die geringere Wachstumsgeschwindigkeit der br-Pollenschläuche verantwortlich sind, hat Davis in Versuchen mit *O. Lamarckiana* dargetan (1918, 1921, 1926).

Von den aufgeführten Verbindungen haben in der Diakinese einen 14er-Ring: *albicans · velans*, *gaudens · flectens*, *rubens · flectens*; einen Ring von 8 und einen von 6 Gliedern: *albicans · gaudens*; ein freies Paar mit einem unabhängig von br spaltenden Faktor: *rubens · velans* (mit R-r), *flavens · gaudens* (mit Sp^{fla}-Sp^{ga}); einen 4er-Ring mit unbekanntem Gen-Inhalt: *pingens · gaudens*; eine größere Zahl von Paaren oder von 4er-Ringen: *flavens · velans*, *flectens · velans*, *pingens · velans*, *rigens · velans*, *albicans · flectens*, *flavens · flectens*. Eigens geprüft wurden übrigens in der br-Ver-

bindung nur *albivelutina* und *flexivelutina*, mit dem Ergebnis, daß die Konfigurationen der Diakinese normal sind.

Es bleibt also bei der seit lange gewonnenen Einsicht, daß es wohl keine Komplexverbindung geben wird, die nicht nach Br-br zu spalten vermag, gleichgültig ob freie Chromosomenpaare bzw. kleine Ringe für die Vermittlung des Austauschs zur Verfügung stehen oder nicht, daß also überall crossing-over vorkommt, u. z. in einer Häufigkeit von etwa 50%.

Abb. 3. O. (r-biennis × Lam. brev.) r-rubivelutina brevistyl. 5. VIII. 29, aus 41.

Nach der Blütengröße ist in unseren Versuchen nicht immer ausgezählt worden. Daß sie in allen Familien variierte, ist vermerkt; in einigen günstigen Fällen ist auch sicher ermittelt, daß br mit dem zugehörigen co-Faktor von *O. Lamarckiana* sicher nicht streng gekoppelt ist. Emerson u. Sturtevant haben der Frage mehr Beachtung geschenkt und für einen *velans*-Bastard der *O. pratincola* (Diakinese: 6, 4, 2, 2) wahrscheinlich gemacht, daß die beiden Gene gekoppelt sind mit einem crossing-over von etwa 15%; in einer anderen Verbindung, *jugens · gaudens*, war eine Koppelung nicht deutlich, aber das Material wohl zu spärlich. Die Frage ist nicht ohne Bedeutung und soll an geeigneten Verbindungen entschieden werden.

Nach den Erfahrungen mit den Co-Faktoren ist auch für br zu prüfen, ob nicht, wenigstens in gewissen Verbindungen und unter

gewissen Bedingungen, die Koppelung an den ursprünglich tragenden Komplex deutlich wird. Oehlkers (1938, S. 280) findet bei *albicans* · br-*velans* in F_2 47 Br auf 18 br, wenn er feucht, und 49 Br auf 6 br, wenn er trocken kultiviert; der Erfolg ist dann verständlich, wenn dem Austausch crossing-over zugrunde liegt, was für *albivelutina* ja sicher zutrifft. Bei der sonst beobachteten Unregelmäßigkeit der Zahlenverhältnisse ist freilich nicht ganz sicher, ob das Ergebnis eine Gesetzmäßigkeit darstellt; aber die gleichzeitig ermittelten Zahlen der Endbindungen in der Diakinese, die auf Chiasmen zurückgehen sollen, weisen in die gleiche Richtung, und von hier aus könnte man auch daran denken, daß die Unregelmäßigkeiten der Rekombination außer durch die von Davis ermittelten Faktoren noch durch Einflüsse der Außenbedingungen auf die Chiasmenbildung bedingt sind.

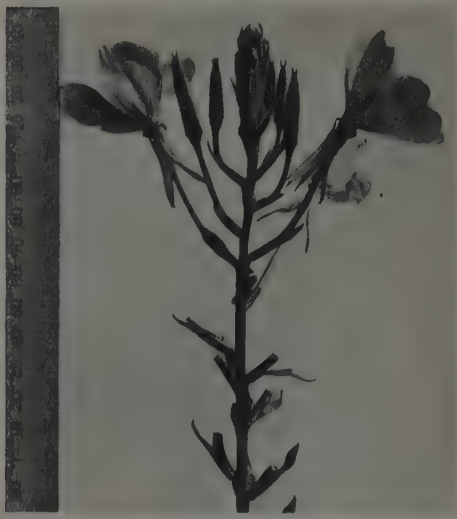


Abb. 4. O. (flavirubata × flexilueta brevistyl) flaviflexa F_2, M m Lor lor br br-flaviflexa. 22. VIII. 31, aus 66.

Die Abbildungen zeigen drei Kombinationen, die in den Normaltypen sehr verschiedene Kelchgestalt haben, als *brevistylis*-Formen. Bei allen sind die Kelchzipfelspitzen stark verkürzt, bei der *flaviflexa* (Abb. 4) allerdings noch immer verhältnismäßig schlank, bei der *rubivelutina* (Abb. 3), in der der Stumpfkelchfaktor sp mit br zusammen wirkt, besonders kurz und plump. Die dünnen, locker stehenden, meist ganz sterilen, aber lange stehenbleibenden Früchte, die für alle *brevistylis*-Formen charakteristisch sind, zeigen Abb. 1 und 4. Verhältnismäßig lang ist der Griffel bei *flectens* · *gaudens* gefunden (Abb. 2; das vordere Kronblatt ist entfernt); in der Regel liegen die Narben gerade über der Mündung des Hypanthium wie bei *O. Lamarckiana brevistylis*.

3. Austausch von Cu-cu.

Curvans-Verbindungen sind in großer Zahl aufgezogen worden, aber crossing-over von Cu wurde nur ein einziges Mal beobachtet, bei *curvans* · ^{h}*Hookeri*. Die Diakinesekonfiguration der *hookericurva* ist ein Ring von 8 und einer von 6 Gliedern. In der F_2 entsteht u. a. eine schlanke, aufrechte, nicht marginate Form mit spreizenden Kelchzipfelspitzen und etwas schmalen Blättern, die einen 6er-Ring und 4 freie Paare bildet; die Paare enthalten die *Hookeri*-Chromosomen 1 · 2, 3 · 4, 5 · 6, 13 · 14 (R. 1938, S. 323). Eine solche „*Hookeri* schlank" hatte nun stark nickende Stengelspitzen (Abb. 5), muß also das Gen Cu durch crossing-over erhalten haben. Bei Selbstbestäubung erzeugt die „Cu-*Hookeri* schlank" sich selber, daneben aufrechte *Hookeri* schlank, normale und nickende *Hookeri*, und schwache, bis jetzt nie blühbar gewordene Formen, darunter vielleicht die Cu-Homozygoten (1938/56; 1939/18; 1941/115). Wenn die Deutung richtig ist, wirkt also schon das Cu enthaltende Chromosomenstück subletal, wenn auch nicht absolut letal wie das ganze Cu-Chromosom. Das Chromosomenende, dem Cu angehört, ist noch nicht bekannt. Wegen der Ähnlichkeit zwischen der phänischen Wirkung von Cu und der von Fl ist es nicht unwahrscheinlich, daß

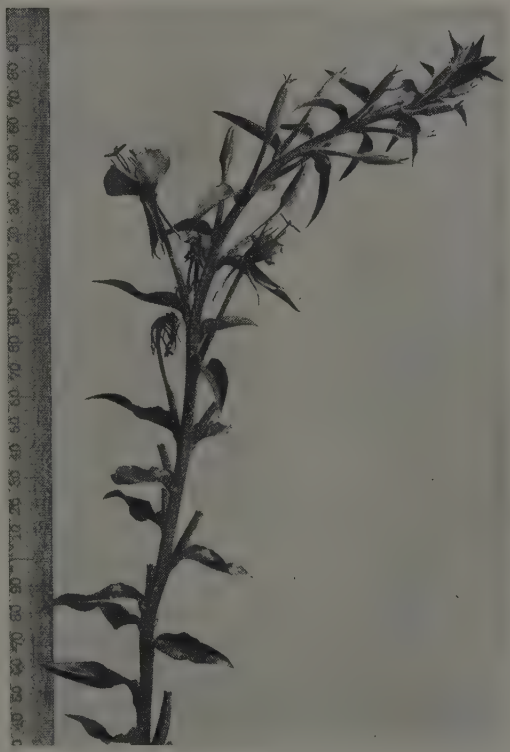


Abb. 5. O. (curvihookeri × Hookeri) Cu-Hookeri schlank, einziges crossover-Individuum. 14. VIII. 36, aus 48.

Cu wie Fl in 4 liegt. Die Erfahrung, daß in der schlanken *Hookeri* das mit Cu behaftete Chromosom einem freien Paar angehört, verträgt sich mit dieser Konjektur. Cu wäre dann auf das 4-Ende des 3 P · 4-Chromosoms übergegangen, wie das von Fl sicher bekannt ist (vgl. unten). Zur experimentellen Prüfung braucht dem Cu-^{h}*Hookeri* nur ein Komplex mit 3 p · 4 gegenübergestellt zu werden, etwa p-*velans*.

Abb. 6. P$\widehat{\text{Fl}}$ Lor-eflexirubata F_2. 22. VIII. 31, aus 358.

4. Austausch von Fl-fl.

Verbindungen, die *flectens* von *O. atrovirens* oder einen davon abgeleiteten, mit Fl ausgestatteten Komplex enthalten, sind in mehreren Tausenden von Individuen aufgezogen worden. Crossing-over von Fl-fl wurde in ganz wenigen Fällen beobachtet.

Am genauesten verfolgt ist der Übergang des Gens Fl auf das 3 P · 4-Chromosom von *velans*, aber nicht in einer *velutiflexa*, sondern in einer P-*flaviflexa*, deren *flavens* anstelle von [1 · 4 + 2 · 3] das Dublett [1 · 2 + 3 · 4] aus *velans* aufgenommen hatte. Bei Bestäubung einer solchen P-*flaviflexa* mit dem Pollen von *O. biennis* (1930/178) entstand neben anderen Formen die nicht nickende P-*eflexirubata* = [1 · 2 + 3 m P · fl 4]-*flectens* · *rubens*, aber ein Individuum, das dieser Kombination sonst ganz entsprach, hatte stark nickende Stengel, besaß also Fl; die Folgegenerationen verhielten sich ebenso (Abb. 6). Die weitere züchterische Analyse wie die cytologische Untersuchung ergaben mit Sicherheit, daß Fl durch crossing-over in das 3 · 4-Chromosom eingegliedert ist.

P Fl-Homozygoten können z. B. als *flexiflava* gewonnen werden. Sie sind zwar ausgesprochen schwach, aber doch gesund, gut grün, anders als die Formen, die das ganze Fl-Chromosom von *flectens* doppelt enthalten und die durch sehr blasse Farbe und abfällige Blätter auffallen (R. 1933, S. 221, Fig. 9; unten Abb. 11). Fl wirkt also homozygotisch weniger ungünstig als Cu.

In der F_2 einer *laetiflexa*, die genauer die Konstitution *gaudens*· Lor Pil-*flectens* hatte, trat eine zweifellose Fl Fl-Pflanze auf, blaßgrün, mit teilweise unter Braunfärbung abfallenden Blättern (31/92), und die Nachkommen dieses Individuums trugen dieselben unverkennbaren Charaktere der Fl-Homozygoten zur Schau (32/160). Ob es sich hier um crossing-over oder aber um Übernahme des ganzen 1 · Fl 4-Chromosoms in den *gaudens*-Komplex gehandelt hat, wie sie nur mit Hilfe einer Translokation in einem anderen Chromosom möglich ist, läßt sich nicht sicher entscheiden, weil die Diakinesekonfiguration nicht ermittelt wurde und auch das züchterische Verhalten zu wenig studiert ist.

Das Korrelat zu Fl-*velans*, **fl**-*flectens*, wurde erfaßt bei einer Kreuzung *velutiflexa* × *Lamarckiana*, in einem Individuum, das im wesentlichen der Kombination M p-*velflectens* · *gaudens* entsprach, aber nicht nickte und auch aufrechte Nachkommenschaft brachte (1927/46).

5. Austausch des Letalfaktors let von flavens.

Daß der im Chromosom 5 · 6 von *flavens* liegende Letalfaktor let in der *O. suaveolens* dann und wann gegen ein nicht letales Element von *albicans* ausgetauscht wird, so daß die Homozygote *lutescens* entstehen kann, und daß derselbe Austausch sich auch in Bastarden vollzieht, in denen *flavens* z. B. mit *velans* verbunden ist, wurde vor kurzem dargestellt (R. 1941, S. 229 ff.). Die Häufigkeit des crossing-over beträgt durchschnittlich etwa 2 %. Zum Nachweis der crossovers in Bastarden muß *flavens* aus *O. suaveolens* verwendet werden, aber weil der Austausch in der *O. suaveolens* selber vorkommt, bleibt die Beurteilung unsicher.

6. Austausch von M-m.

Unter Tausenden von Pflanzen, die das 2 · M 3-Chromosom von *curvans* oder von *flectens* in Verbindung mit dem m 3-Ende eines anderen Komplexes besaßen, wurde kein Fall von crossing-over registriert. Nur die *albicans*-Verbindung des durch eine reziproke Translokation entstandenen Komplexes M-*gaudens* (vgl. R. 1940) brachte in 8 Familien neben 289 M m-*albilaeta* oder äquivalenten Kombinationen 9 Individuen, die m-*gaudens*, und 5, die M-*albicans* enthielten (R. 1940, S. 295, Nr.

1199—1204). Daß m-*gaudens* sowohl im Pollen wie in den Eizellen vorkommt, zeigt das Auftreten von m m-*albilaeta* nach Selbstbestäubung und von m-*laetiflava* nach Bestäubung mit *flavens*-Pollen. Die m-*albilaeta* aus M-*albilaeta* hat wie diese in der Diakinese einen 14 er-Ring, nicht 6 + 8 wie die gewöhnliche.

In den trisomischen Mutanten *dependens* und *cana* der *O.* M-*Lamarckiana* sind einigemale M p-*velans* und m P-*gaudens* als korrelate crossovers aufgetreten (R. 1940, S. 276, 290; Herzog S. 389 f.). Die Erfahrung sagt, daß M mit P im selben Chromosomenende, also in 3, liegt. Bei Aufzucht genügend großer Individuenzahlen aus geeigneten Kreuzungen oder aus Selbstbestäubung von normaler M P-*Lamarckiana* sollte derselbe Austausch wohl ebenfalls in die Erscheinung treten, ebenso bei M P-*laetiflava* = P-*albicans* · M-*gaudens* (Nr. 1209—1211, 140 Pflanzen ohne crossover).

Das ganze M-Chromosom von *curvans* und von *flectens* bedingt meist deutliche Verschmälerung der Blätter, schon im heterozygotischen, recht auffällig im homozygotischen Zustand. Dem abgetrennten Gen M kommt diese Wirkung nicht zu, wie die M M-*albilaeta* zeigt.

7. Austausch von n-N.

a) n-gaudens · N-velans = O. Lamarckiana.

Bei Selbstbestäubung spaltet die normale, hochwüchsige *O. Lamarckiana* die zwergige Form *nanella* = n-*gaudens* · n-*velans* ab, und zwar nach de Vries (1913, S. 203) in einer Häufigkeit von etwa 1 %. Andre Autoren, z. B. Mac Dougal, Vail u. Shull (1907, S. 10), Heribert Nilsson (1915, S. 52), fanden sie ebenfalls. In meinen Kulturen der schwedischen Sippe trat sie jahrelang fast nicht auf, aber wohl nur deswegen, weil die Familien sehr klein waren, meist nur etwa 20 Individuen umfaßten, und zudem aus den Keimschalen jeweils die kräftigsten Sämlinge ausgepflanzt wurden. In den beiden letzten Jahren wurden neben 140 hohen Pflanzen 2 *nanella* gefunden. Auch in Wildsippen, die neu in Kultur genommen wurden, fehlte *nanella* nicht: aus der Bretagne bei Quimper, leg. Hepke, 54 hohe und 1 Zwerg; von der Kanalküste bei Calais, leg. Lotichius, 28 hohe und 1 Zwerg; aus Japan, leg. Hanftmann, in 3 Familien 104 hohe und 4 Zwerge. Ungewöhnlich viele Zwerge, nämlich 7 neben 100 normalen, fand Sinotô (1922, S. 96—97) in einer Familie eines bei Tokyo eingebürgerten Stammes; ob das alles *nanella* war?

Selten war *nanella* bei einer *Lamarckiana*, die ein *velans* mit lor aus *flectens* (Chrom. 11 · 13 + 12 · 14) statt Lor (Chrom. 11 · 12 + 13 · 14)

besaß: in 11 Familien war unter 282 Pflanzen ein einziger Zwerg. Besonders häufig dagegen erschien *nanella* in der Nachkommenschaft der 15-chromosomigen Mut. *dependens;* in 3 Familien wurden neben 175 hohen Pflanzen 8 *nanella* gezählt, darunter auch *dependens* (R. 1940, S. 293, Nr. 1163—1165) und wieder in 3 Familien neben 125 hohen 3 *nanella* (Nr. 1242—1244). — Daß das überzählige Chromosom der mut. *dependens* 3·y (jetzt als 3·11 festgesetzt) ist und mit dem 4-Ende, das n enthält, nichts zu tun hat, ist a. a. O. dargelegt.

Der M-*gaudens*-Komplex, der infolge einer Translokation für das Chromosomendublett 1·2 + 3·11 das Chromosom 2·M3 aus flectens und dazu das translozierte Chromosom 1·11 erhalten hat, verhält sich inbezug auf den n-N-Austausch nicht anders als der normale. Neben 436 hohen Individuen wurden bis 1939 9 Zwerge gezählt (R. 1940, S. 293 f., Nr. 1166—1186); dazu kommen in den Kulturen von 1940 und 1941 noch 183 hohe und 5 Zwerge; somit sind es zusammen 619 hohe und 14 (2,2%) Zwerge. Die tris. *dependens* brachte 13 *nanella* neben 723 hohen (Nr. 1218—1228), die tris. M M-*dependens* oder *mira* 9 *nanella* neben 635 hohen (Nr. 1257—1267). Die Zwerge der M-*Lamarckiana* sind durchaus typische *nanella*, zierlich und niedrig, aber fast immer gesund, nicht der Bakterienkrankheit ausgesetzt, unter der gewöhnliche nanella, wie schon DE VRIES hervorhebt, so oft zu leiden hat.

N-*gaudens* wird als Korrelat zu n-*velans* vorgelegen haben in den 5% hohen *Lamarckiana*-Pflanzen, die DE VRIES (1913, S. 221) in der Kreuzung *O. Lam.* × (*muricata* × *Lam.*) F_2 n n-*rigivelutina* fand; vielleicht auch unter den 5% hohen *Lam.*-Individuen der Kreuzung *Lam.* × (*muricata* × *Lam.*) F_1 N n-*rigivelutina* (vgl. dazu unten bei *rigens* · n-*velans*.).

N-*gaudens* · N-velans ist die *O. Lamarckiana* mut. *vetaurea* von Shull (SHULL 1926), denn mit n-*velans* verbunden gibt sie hohe *Lamarckiana*, nicht *nanella* (1932/102 und 1933/40). Entstanden ist die Altgold-Mutante in der Nachkommenschaft von Pflanzen, die DE VRIES für Shull an dem Originalstandort bei Hilversum 1905 gesammelt hatte. In meinen Kulturen hat sie nie Zwerge abgespalten, die durch neue Genmutation entstehen müßten; auch Shull berichtet nicht über *vetaurea nanella*.

Die Angaben von SHULL (1923a, S. 91) über Koppelung zwischen *nanella*-Statur einerseits und *rubricalyx*-Knospen oder gewöhnlichen roten (pink) Knospen andrerseits sind in den Einzelheiten nicht zu verstehen, weil die beteiligten Komplexe nicht bekannt sind. In beiden Fällen berechnet sich das crossing-over zu etwa 8%. Für einen Austausch zwischen *gaudens* und *velans* wäre das sehr viel, selbst wenn wir berücksichtigen, daß der Übergang von n am 4-Ende und der von P am 3-Ende sich summieren, aber für den ersten Fall ist es so gut wie sicher, daß einem *velans* ein

subvelans-artiger Komplex gegenübersteht, der ebenfalls das Chromosom 3 P · 4 besitzt. Was die „grünknospige *nanella*" der zweiten Kreuzung bedeutet, ob sie etwa *gaudens* besaß, ist nicht zu erraten; wegen des hohen Austauschwertes ist eher zu vermuten, daß sie einen p-*velans*-artigen Komplex besaß. (Vgl. dazu unten S. 168.)

b) N-albicans · n-gaudens = O. (bien. × Lam.) albilaeta.

De Vries berichtete nichts über die Abspaltung von *nanella* = n-*albicans* · n-*gaudens* aus *albilaeta* (ebensowenig aus anderen *laeta*-Bastarden), aber weil *gaudens* normalerweise das Gen n führt, sind gelegentlich Zwerge in der Nachkommenschaft aus Selbstbestäubung zu erwarten. Ich habe sie auch ein paar Mal gefunden, in völlig typischer Form, klein und zierlich, bei Selbstbestäubung wenig fruchtbar und ganz konstant. Es waren 2 *nanella* unter 224 Pflanzen meines großblütigen r-*albilaeta*-Stammes, den ich von 1925 bis 1936 in 13 kleinen Familien erzog; 1 *nanella* neben 94 hohen Pflanzen in einer Familie einer kleinblütigen *albilaeta* (1928/37); 2 *nanella* unter 240 Pflanzen in 5 Familien von M-*albilaeta* (R. 1940, S. 295, Nr. 1199—1202). In anderen Familien traten keine Zwerge auf, so bei m-*albilaeta* aus M-*albilaeta* (R. l. c. Nr. 1208 a), bei M P-*albilaeta* = P-*albicans* · M-*gaudens* (ibid. Nr. 1209 bis 1210 a). Im ganzen waren es also sicher weniger als 1 % *nanella*.

Das Korrelat zu n-*albicans*, N-*gaudens*, ist in einem Protokoll von de Vries zu entdecken (1913, S. 223). Die Kreuzung *O. nanella* × *O. (bien. × Lam.) albilaeta* gibt nämlich einmal nur Zwerge, ein anderes Mal 3 % hohe Pflanzen unter 59 meist zwergigen Individuen. Auf diesen Befund habe ich schon früher (R. 1917, S. 262) hingewiesen, bei einer Erörterung des gesamten Versuchsmaterials von de Vries über den Erbgang von *nanella*.

c) N-curvans · n-gaudens = O. (muricata × Lam.) curvilaeta.

Als metakliner Bastard aus O. muricata als Mutter selten zu gewinnen, mit Lamarckiana-Plastiden nicht ergrünungsfähig, deshalb aus O. (muricata × Lam.) rigilaeta × muricata hergestellt, nicht viel kultiviert (R. 1925, S. 76). Crossing-over von n nicht beobachtet.

d) n-gaudens · N-flavens = O. (Lam. × suaveolens) laetiflava
oder O. (suav. × Lam.) flavilaeta.

Familien größeren Umfangs sind nicht aufgezogen worden, viel weniger als von *rubiflava*. Deshalb ist es nicht verwunderlich, daß Zwerge nicht beobachtet wurden. Die größten Zahlen liegen vor von M-*laetiflava* mit [2 · M 3 + 1 · 11]-*gaudens* aus M-*Lamarckiana*. Es waren in 4 Familien (R. 1940, S. 296, Nr. 1212—1215) zusammen 197 Pflanzen, davon allerdings nur etwa die Hälfte *laetiflava*, die andre Hälfte *lutescens* = *flavens* · *flavens*. Eine zwergige *laeta* war nicht darunter.

e) N-flectens · n-gaudens = O. (atrovirens × Lam.) flexilaeta.

Die Verbindung lebt nur mit den Plastiden von *O. atrovirens* und ist deshalb auf Umwegen hergestellt worden. Die typische *flexilaeta* hat unter 70 Pflanzen in 2 Familien keinen Zwerg gebracht, ebensowenig die „*velflexilaeta*"—die neben *gaudens* einen aus *velans*- und *flectens*-Elementen gemischten Komplex „*velflectens*" besitzt, mit dem Letalfaktor von *velans* und den Chromosomen 1 · Fl 4 und 2 · M 3 von *flectens* statt 1 · 2 und 3P · fl 4 von *velans* — in 5 Familien mit 168 Pflanzen. Als aber durch crossing-over in der Verbindung *velans · flectens* eine Eizelle von der Konstitution [1 · fl 4 + 2 · M 3]-*velans* entstanden und durch ein *gaudens*-Pollenkorn befruchtet worden war, brachte die so entstandene nicht nickende fl-*velflexilaeta* unter 68 Pflanzen eine typische *nanella*.

Sicher wird auch typisches *flectens* aus *gaudens* das Gen n übernehmen können; in der ganz ähnlich konstituierten *flectens · rubens* sind wirklich Zwerge aufgetreten (vgl. unten).

f) n-gaudens · ^{h}Hookeri = O. (Lam. × Hookeri) hookerilaeta
oder O. (Hookeri × Lam.) hookerilaeta.

Die aufgezogenen Folgenerationen waren meist klein (R. 1915, S. 106 f., Nr. 449, 457, 458, 459), auch später, meist ohne Zwerge. Einmal kamen aber 2 typische *nanella* = n-*gaudens* · **n-**^{h}*Hookeri* (1939/112, F_3) neben 30 hohen *laeta*. Zwergige *Hookeri* ist erst recht unwahrscheinlich, obwohl *Hookeri*-Homozygoten in der Nachkommenschaft selbstbestäubter *hookerilaeta* zahlreicher sind als *laeta*. Auch De Vries berichtet nicht über *nanella* aus *hookerilaeta*. Das Verhalten ist also auffällig.

g) N-pingens · n-gaudens = O. (atrovirens × Lam.) pictilaeta.

Unter 174 Pflanzen in 6 Familien war keine *nanella*. Da die gewöhnliche *pictirubata* keine Zwerge hervorgebracht hat, werden solche in der *pictilaeta* ebenfalls selten sein.

h) N-rigens · n-gaudens = O. (muricata × Lam.) rigilaeta.

In kleinen Familien der gewöhnlichen *rigilaeta* (R. 1925, S. 57) habe ich keine *nanella* beobachtet, ebensowenig DE VRIES in seinen viel umfangreicheren Kulturen (1913). Dagegen traten 2 Zwerge auf unter 32 Nachkommen einer *rigilaeta*, die anstelle des 3 · 4-Chromosoms von *rigens* das von *velans* besaß (27/157).

i) N-albicans · n-rubens = O. biennis.

Bei Selbstbestäubung haben DE VRIES (z. B. Op. Coll. 7, S. 11) und STOMPS (1914, S. 183) *biennis nanella* = **n-***albicans* · n-*rubens* gefunden,

und zwar je einen Zwerg unter 600 bzw. unter 420 hohen Pflanzen, also zu 0,1—0,2%. Ich selber bin nie auf *nanella* aus gewöhnlicher *O. biennis* gestoßen. Dagegen ist sie aufgetreten bei einer P R-*biennis*, deren albicans das Gen P durch crossing-over aus velans übernommen hatte, und gleich in einer Häufigkeit von etwa 10%, nämlich in drei Generationen 21 *nanella* auf 164 hohe. In einer P Pr-*biennis*, in der auch der *rubens*-Komplex mit P aus *velans* ausgestattet war, fehlten Zwerge wieder ganz (170 Pfl., 1933—1941).

k) n-rubens · N-flavens = O. (suaveolens × bien.) flavirubata
oder O. (bien × suaveol.) rubiflava.

Zwergige *flavirubata* = n-*flavens* · n-*rubens* trat in einer Familie einer abgeleiteten, mit Plasma und Plastiden von *O. muricata* ausgestatteten M-*flavirubata* auf (R. 1941, S. 213, 221, Nr. 1442). Das Korrelat N-*rubens*, genauer N P-*rubens*, fand sich zweimal im Pollen der abgeleiteten Verbindung M-*flavens* · r P-*rubens* (ibid. S. 214, Nr. 1431, 1433). Die *nanella* bildet sich sicher selten, wenigstens in lebensfähiger Form, denn *flavirubata* und *rubiflava* sind in vielen und oft umfangreichen Familien gezogen worden, ohne daß, mit der einzigen erwähnten Ausnahme, Zwerge beobachtet worden wären. Zur sicheren Feststellung der Häufigkeit des crossing-over zwischen N und n wäre es wohl zweckmäßig, im Pollen der *rubiflava* nach N-*rubens*-Keimzellen zu suchen, weil die hohen Formen allgemein stärker sind als die Zwerge und zudem hohe unter Zwergen sicherer entdeckt werden als umgekehrt.

l) n-rubens · N Lor-flectens = Lor-rubiflexa.

Lor-*flectens* ist ein abgeänderter, mit zwei Chromosomen von *flavens* (11 · 12 + 13 · 14) ausgestatteter, breitere Blätter vererbender *flectens*-Komplex. 6 Familien mit zusammen 253 Pflanzen wurden aufgezogen, darunter waren einmal 5 *nanella* = n-*rubens* · n Lor-*flectens* neben 67 hohen (1933/159, F_3) und einmal 1 *nanella* neben 95 hohen (34/98, F_4), die Zwerge sehr typisch, bei Selbstbestäubung konstant. Sie nickten selber so gut wie gar nicht, aber daß n Lor-*flectens* das Gen Fl noch besitzt, zeigt die Kreuzung *O. Lamarckiana* × Lor-*rubiflexa nanella*, in der die Verbindung *velans* · Lor-*flectens* stark nickt. Das 1 · Fl 4-Chromosom gibt also N an seinem 4-Ende im Tausch gegen n aus *rubens* ab, ohne daß Fl mit ausgetauscht würde. Das sagt, daß n dem 4-Ende näher liegt als Fl. In Übereinstimmung damit steht die Erfahrung, daß n viel häufiger ausgetauscht wird als Fl.

m) N-^{h}franciscana · n-rubens = O. (franciscana × biennis) franciscorubata.

Meine eigenen Erfahrungen mit der Verbindung sind gering; in einer F_2 aus der Kreuzung mit *O. biennis cruciata* war unter 61 Pflanzen kein Zwerg (1941/100). Um so eingehender ist sie von Davis studiert worden, der aus ihr seine „*O. neo-Lamarckiana*" gewonnen hat, d. h. einen *Lamarckiana*-ähnlichen, großblütigen, weißnervigen Typus, der im wesentlichen doch nichts andres ist als eben *franciscorubata* (vgl. Hoeppener u. R. 1929, S. 57). Daß diese Form nach Davis *nanella* abspaltet, ist schon früher (l. c. S. 57) hervorgehoben worden; die größte Häufigkeit ist 20 Zwerge unter 143 *rubata*-Pflanzen, in F_6. — Zu beachten ist, daß die Nachkommenschaft der *franciscorubata* zu einem großen Teil aus homozygotischer *O. franciscana* besteht, die nur dann *nanella*-zwergig ausfallen kann, wenn zwei n-crossover-Keimzellen zusammentreffen, während die *rubata* zu *nanella* wird, wenn gewöhnliches *rubens* mit **n-**^{h}*franciscana* zusammentrifft.

Die meist recht häufigen „dwarfs" vom *franciscana*-Typus können deswegen nicht *nanella* sein. Das Gen d (für dwarf) ist später von Emerson (1931) mit Sicherheit als von n verschieden nachgewiesen worden (vgl. Davis 1937, S. 100; R. 1940, S. 208).

n) N-^{h}Hookeri · n-rubens = O. (Hookeri × biennis) hookerirubata.

O. Hookeri steht der *O. franciscana* sehr nahe, und die Spaltung der Verbindungen mit *rubens* ist bei beiden Arten die gleiche. In mehreren Familien fanden sich keine Zwerge, aber einmal, in der F_2 einer Kreuzung der *O. biennis* München mit einer abgeleiteten, „schlanken" *Hookeri*, waren gleich 8 *nanella* neben 62 hohen (1938/55). — Für die Verbindung von *rubens* mit ^{h}*Hookeri* gilt dasselbe wie für die mit ^{h}*franciscana*, daß die Nachkommen aus Selbstbestäubung großenteils Komplexhomozygoten sind. Die Seltenheit von Zwergen ist bemerkenswert, wie bei *hookerilaeta*.

o) n-rubens · N-percurvans = O. (biennis × ammophila) rubipercurva.

Die Verbindung ist lebensfähig mit den Plastiden von *O. ammophila* (die nicht selten durch den Pollen übertragen werden) oder *muricata*, nicht mit denen von *O. biennis*. In neun Familien mit zusammen 406 Pflanzen erschienen einmal, neben nur 32 hohen Individuen (in 34/104), 2 Zwerge = n-*rubens* · **n-***percurvans*, sehr typisch, bei Selbstbestäubung konstant.

p) N-pingens · n rubens = O. (atrovirens × biennis) pictirubata.

Bei der unmittelbar durch Kreuzung der beiden Arten hergestellten *pictirubata* wurde unter mehreren tausend Pflanzen der F_2 und späterer

Generationen nie ein Zwerg beobachtet. Dagegen trat typische *nanella*, die sich auch weiterhin als konstant zwergig erwies, in der Nachkommenschaft einer abgeleiteten Sippe mit *Lamarckiana*-Plastiden auf (1937, S. 117 f., Nr. 977 a bis 977 f), und zwar in erstaunlicher Häufigkeit, nämlich zu 32 neben 238 hohen Pflanzen, also zu 12%, in 4 Familien. In den beiden nächsten Generationen blieben die Zwerge ganz aus (38/57:93 hohe; 40/41:19 hohe), ebenso bei Rückkreuzung mit *biennis* München als Vater (41/58:34 hohe). Die Vermutung lag nahe, daß im Sommer 1937 zufällig eine N-Homozygote zur Weiterzucht verwendet worden sei. Aber diese Vermutung bestätigte sich nicht: die Kreuzung *O. Lamarckiana nanella* × *pictirubata* aus dieser Sippe brachte 39 fallax *nanella* = n-*velans* · n-*rubens* (41/93); die *pictirubata*, die die Abspaltung von *nanella* eingestellt hatte, war also trotzdem noch heterozygotisch N n. Unten (S. 173) wird über den überraschenden Befund noch etwas zu sagen sein; überraschend freilich nur dann, wenn die Zwerge wirklich echte *nanella* waren.

q) N-rigens · n-rubens = O. (muricata × biennis) rigirubata
oder O. (ammophila × biennis) rigirubata.

Von dieser Verbindung sind zahlreiche Familien aufgezogen worden. Die aus *O. muricata* (R. 1915, S. 56, Nr. 209 u. 210) waren zu klein; später (1939) kamen in 5 Familien 144 Pflanzen zusammen, ohne eine *nanella*. Auch de Vries, der Hunderte von Pflanzen in mehreren Generationen aufgezogen hat (1913, S. 39 ff.), erwähnt nichts von Zwergen. Viel mehr Erfahrung habe ich über die Bastarde aus *O. ammophila* und aus der fast identischen *O. germanica*, und nicht nur über künstlich hergestellte (H. u. R. 1928, S. 18), sondern auch über spontan am natürlichen Standort gebildete Mischlinge (R. 1937, S. 217, Nr. 798 ff., und besonders R. 1938, Nr. 1072—1079). Unter mehreren hundert Pflanzen war kein einziger Zwerg. Allerdings bleiben immer viele Samen ungekeimt, und vielleicht sind darunter n-Homozygoten.

r) n-rubens · N-velans = O. (biennis × Lam.) rubivelutina
oder O. (Lam. × bien.) velutirubata.

Die *rubivelutina*, auch *fallax* genannt, entspricht in ihrer Konstitution sehr nahe der *O. Lamarckiana*, bei der zuerst Zwerge beobachtet worden sind, denn *rubens* ist ja mit *gaudens* fast identisch.

Die *fallax nanella* oder *nanofallax* = n-*velans* · n-*rubens* habe ich aus selbstbestäubter gewöhnlicher *fallax* zufällig nicht hervorgehen sehen, wohl aber in der Kreuzung *fallax* × *biennis* (R. 1917, S. 206; 1925, S. 37, Nr. 107, 1 Zwerg unter 61 Pflanzen), und in der Kreuzung

fallax $F_3 \times$ *Lamarckiana* (ibid. Nr. 96, 2 Zwerge unter 55 Pfl., wohl n-*velans* · *gaudens*, weil die *fallax* fast keine *rubens*-Eizellen hat). Weiter in der Nachkommenschaft von lor-*velans* · *rubens* 2 *nanella* auf 63 hohe (1930/112 u. 113); lor-*velans* besitzt 11 · 13 + 12 · 14 statt 11 · 12 + 13 · 14. Bei p-*velans* · *rubens* und · P-*rubens* ein einziger Zwerg neben 44 + 25 + 43 + 135 + 116 + 40 + 150 + 85 + 104 = 742 hohen Pflanzen (1917, S. 130 f., Nr. 588—597). Vielleicht waren einige unbestimmbare Krüppel noch *nanella*. Im ganzen scheint *nanella* aus *fallax* also seltener zu entstehen als aus *Lamarckiana*.

Auch wenn *velans* statt [1 · 2 + 3P · 4] das Dublett [1 · 4 + 3p · 2] aus *flavens* oder aus *flectens* besitzt, kommen bei den so konstituierten p-*fallax*-Formen Zwerge vor. So fand sich in der Nachkommenschaft von M p-*velans* · *rubens* (R. 1936, S. 452, Nr. 690) 1 *nanella* (mit typischen *nanella*-Nachkommen) neben 107 hohen Pflanzen (1934/269; die zweite Generation der *nanella* 1935/109), und bei Fl p-*velans* · *rubens* je 1 *nanella* auf 26 bzw. auf 13 + 12 hohe (R. 1940, S. 305 f., Nr. 1355, 1356).

Bei der Fl p-*velutirubata* tris. *dependens*, die sich fast nur als *dependens* reproduzierte, wurde überraschenderweise unter mehreren hundert Individuen keine *nanella* gefunden (Nr. 1365—1373).

In verschiedenen andren Verbindungen von *rubens* und *gaudens*, z. B. mit *curvans*, *flectens*, fl-*flectens* (*eflectens*), P-*flectens* (mit 1 · 2 + 3P · 4 von *velans* statt mit 1 · 4 + 2 · M 3), *dilatans*, *ʰdeserens*, *laxans*, wurde *nanella* nicht gefunden. Nach der Unregelmäßigkeit des Auftretens von *nanella* in der Nachkommenschaft der aufgeführten Bastarde zu urteilen dürfte crossing-over zwischen N und n aber wohl in allen *rubens*- und *gaudens*-Verbindungen ab und zu vorkommen.

s) N-albicans · n-velans = O. (bien. × Lam. nanella) albivelutina.

Nach DE VRIES (1913, S. 233) soll die aus *Lamarckiana nanella* gewonnene *albivelutina* bei Selbstbestäubung Zwerge in großer Zahl abgespalten haben, einmal, in F_2, 18 Zwerge auf 20 hohe, einmal, in 73, 2 Zwerge auf 15 hohe Pflanzen. Der Befund ist kaum verständlich; man möchte meinen, daß entweder DE VRIES keine typische *O. Lamarckiana nanella* verwendet hat, oder daß die Zwerge keine *nanella* waren (vgl. unten).

Selber habe ich in meinen ersten Versuchen unter 28 F_2-Pflanzen keinen Zwerg gesehen, und in der Kreuzung $F_1 \times$ r-*biennis* 37 hohe r-*biennis* und 52 r-*velutirubata nanella*, also auch hier unter 89 Pflanzen keinen crossover (R. 1925, S. 127, Nr. 554, 555). Später allerdings ist

in der Nachkommenschaft einer großblütigen *albivelutina*, die, wie gewisse Kreuzungen zeigten, aus hoher *O. Lamarckiana* zufällig n-*velans* bekommen hatte, und zwar in der durch crossing-over entstandenen P P-Form des Stammes, typische schwache *albivelutina nanella* = n-*albicans* · n-*velans* aufgetreten, erst 9 Zwerge neben 65 hohen (30/132), in der nächsten Generation 1 Zwerg neben 17 hohen Pflanzen (31/131).

Um dieselbe Zeit wurde in demselben Stamm von *albivelutina*, und zwar in der ursprünglichen p P-Linie, ein *nanella*-ähnlicher, aber stärkerer u. höherer Typus gefunden, der weiterhin konstant blieb. Ob de Vries etwas Ähnliches in größerer Zahl beobachtet hat (vgl. oben), ist nicht zu entscheiden. Auch ob eine Beziehung zwischen unserer niedrigen Form und der Mutante d, dwarf oder *nana*, in der ja ganz ähnlich konstituierten *albifranciscana* von Davis (vgl. R. 1941, S. 208, f.) besteht, ist unbekannt.

Das Korrelat N-*velans* zu dem fraglosen n-*albicans* scheint ebenfalls einigemale angetroffen worden zu sein. Bei Bestäubung einer abgeleiteten *Lamarckiana*, die lor von *flectens* statt Lor in ihrem *velans*-Komplex enthielt, mit dem Pollen der großblütigen N n-*albivelutina* entstand neben 29 bzw. neben 6 *Lamarckiana nanella* = n-*gaudens* · n-*velans* je eine hohe *Lamarckiana;* desgleichen in der Kreuzung *velflexilaeta* × N n-*albivelutina* 3 hohe *Lamarckiana* neben 59 *Lam. nanella*. Alle diese hohen *Lamarckiana*-Individuen können ihr N ebensogut durch N-*gaudens* wie durch N-*velans* erhalten haben, aber die Häufung von N-crossovers gerade in der Nachkommenschaft der N n-*albivelutina* macht es doch wahrscheinlich, daß crossing-over beim Vater mindestens mit beteiligt war.

t) N-rigens · n-velans = O. (muricata × Lam. nanella) N n-rigivelutina.

De Vries fand, wie schon erwähnt (oben S. 141), in der Kreuzung *O. Lamarckiana* × (*muric.* × *Lam.*) N n-*rigivelutina* 5% hohe *Lamarckiana* (das sind wohl 2 Individuen unter 42) = N n-*gaudens* · *velans*.. Ob hier n-*gaudens* mit N-*velans* zusammengetroffen ist oder N-*gaudens* mit unverändertem n-*velans*, läßt sich nicht entscheiden.

8. Austausch von P-p.

Das Verhalten der auffälligen Merkmale, die durch die verschiedenen Allele der P-Gruppe vererbt werden, ist besonders viel studiert worden, ohne daß immer die richtige Deutung der auftretenden Mischkombinationen gefunden worden wäre. Ich gehe von meinen eigenen Erfahrungen aus, von denen her auch die Ergebnisse anderer Autoren gedeutet werden können.

Wenn P auch immer ausgesprochen dominant ist, so sind die PP-Formen von den Pp-Typen an der tieferen Kelchfärbung doch sicher zu unterscheiden; die rote Punktierung oder Tupfung des Stengels, nach der ich das Symbol P gewählt habe, hängt außer von P auch von dem Charakter der stärksten Haare ab, an deren Basis die Rotfärbung sich auswirkt, aber zwischen PP und Pp besteht bei sonst gleicher genischer Beschaffenheit kein merkbarer Unterschied in der Färbung der Haarbasen.

a) P-velans · p-gaudens = O. Lamarckiana.

Unter normaler, aus Selbstbestäubung gewonnener *O. Lamarckiana* fällt die PP-Form so deutlich auf, daß sie nicht leicht zu übersehen ist. Gefunden habe ich sie aber nur einmal bei einem *nanella*-Stamm, der aus der schwedischen Rasse entstanden war, und in einer Familie aus japanischen Wildsamen. Bei Kreuzungen mit anderen Arten habe ich **P**-*gaudens* in normaler *O. Lamarckiana* nie getroffen, wohl aber Lotsy (1920; vgl. R. 1925, S. 40), der in der Kreuzung *biennis* × *Lamarckiana* eine „*biennilaeta caulipunctata*", also *albicans* · P-*gaudens*, erhielt. Mehrfach ist P-*gaudens* als crossover in meinen 15-chromosomigen *dependens*-Stämmen aufgetreten (R. 1940, S. 290).

Das Korrelat zu P-*gaudens*, **p**-*velans*, ist ebenfalls selten gefunden worden. Grünkelchige und ungetupfte *O. Lamarckiana*, von der Normalform noch leichter zu unterscheiden als die P-Homozygote, vermutlich als p-*velans* · *gaudens* entstanden, erschien einmal bei *O. Lamarckiana* tris. *dependens* und einmal bei tris. *macilenta* (R. 1940, S. 290). Shull (1921, 1932) hat als „mut. *pervirens*" eine Form beschrieben, die auch p-*velans* enthält (vgl. dazu R. 1940, S. 260). Hin und wieder entsteht p-*velans*, im Pollen wie in den Eizellen, bei meiner *O. Lamarckiana cruciata* (früher, 1937, z. B. S. 120, r-*fallax cruciata* genannt), die sich aber von typischer *O. Lamarckiana* nicht nur durch die cruciaten Blumenkronen unterscheidet, sondern in *velans* Anteile von *flavens* zu enthalten scheint und auch im *gaudens*-Komplex abgeändert sein könnte.

Im Pollen von *O.* p-*Lamarckiana* tris. *dependens* wurde p-*velans* nicht aktiv gefunden (R. 1940, S. 277). Das erinnert an die unten mitzuteilende Erfahrung, daß p-*velans* im Pollen der *O. (biennis* × *Lamarckiana) albirelutina* sich ebenso verhält. Leider ist der Pollen der gewöhnlichen p-*Lamarckiana* noch nicht geprüft. Seltsam nimmt sich daneben der Befund von Shull aus, daß bei seiner *O. Lamarckiana* mut. *pervirens* der von uns als p-*velans* angesprochene Komplex in den Eizellen nicht aktiv ist.

b) m P-velans · M p-gaudens = O. M-Lamarckiana.

Über die Entstehung von M p-*velans* und m P-*gaudens* in trisomischen Stämmen der *O.* M P-*Lamarckiana* ist oben (S. 140) einiges mitgeteilt.

c) p-albicans · P-velans = O. (biennis × Lamarckiana) albivelutina
oder O. (suaveolens × Lam.) albivelutina.

In meinen früheren Versuchen ist mir crossing-over zwischen P und p nicht aufgefallen, und die Angabe von Her. Nilsson, daß er in der Kreuzung *albivelutina* × *albilaeta* eine „*punctilaeta*" gefunden habe, ist die erste Mitteilung über P-*albicans* (R. 1925, S. 34). Später habe ich P P-*albivelutina*, also **P**-*albicans* · P-*velans*, an den stark rotgefärbten Kelchen leicht zu erkennen, in Folgegenerationen verschiedener *albivelutina*-Stämme öfter angetroffen, dagegen niemals p p-*albivelutina* mit grünen Kelchen und ungetupftem Stengel. In den Eizellen sind durch geeignete Kreuzungen der *albivelutina*, z. B. mit *suaveolens*, sowohl P-*albicans* wie das Korrelat p-*velans* entdeckt worden.

Die Tabelle gibt eine Zusammenstellung aus einer Anzahl von Familien. Die P p-Individuen aus Selbstbestäubung sind unter den p-*albicans*-Eizellen und unter den P-*velans*-Pollenzellen aufgeführt, ebenso die P P-Individuen unter P-*albicans*-Eizellen und unter P-*velans*-Pollen. Über die *velans*-Eizellen sagen die durch Selbstbestäubung gewonnenen Familien nichts aus, über sie geben nur Kreuzungen mit *O. biennis* oder *suaveolens* ♂ Aufschluß. Aus Kreuzungen verschiedener Arten und Bastarde mit *albivelutina* ♂ sind dann noch mehr Daten über den nur aus *velans* bestehenden Pollen erhalten. Wirklich vergleichbar nach der Häufigkeit sind nur P-*velans* mit p-*velans* und p-*albicans* mit P-*albicans*. Über das Häufigkeitsverhältnis von *albicans* und *velans* in den Eizellen sagt die Tabelle nichts aus; die geeigneten Kreuzungen, wie auch die Zahl der tauben Samen bei Selbstbestäubung zeigen, daß *velans* viel häufiger ist als *albicans*. — Daß die als P P angesprochenen Individuen wirklich solche waren, ist bei einigen durch Aufzucht der Nachkommenschaft geprüft worden; eine falsche Identifizierung kam nicht vor, deswegen können auch die übrigen Bestimmungen als sicher gelten. Seit einigen Jahren ziehe ich nur noch eine kleinblütige P P-*albivelutina*, um sicher zu gehen, daß alle Keimzellen P-*velans* enthalten. Die in der Tabelle berücksichtigten Stämme sind: eine großblütige weißnervige Sippe mit n-*velans*, aus *albivelutina* F_2 großblütig × *Lamarckiana* entstanden; eine großblütige rotnervige Sippe, aus der erstgenannten durch Kreuzung mit *O. R-Lamarckiana* ♂ entstanden; eine kleinblütige weißnervige Sippe, aus *O. biennis* München × *Lamarckiana* kleinblütig hervorgegangen, wobei die kleinblütige *Lamarckiana* aus *albilaeta* × *Lamarckiana* gewonnen war; eine kleinblütige pil pil-*albivelutina*, aus der eben genannten Sippe in einem Exemplar durch crossing-over entsprungen, seit 1929 in Kultur, abgesehen von der Behaarung und der Laubfarbe ganz gleich der Stammsippe; eine schmalblättrige *albicans* · lor-*velans*-Form, aus der Kreuzung *O. biennis* × lor-*Lamarckiana* gewonnen. — Das Material ließe sich noch vermehren, aber andere Stämme zeigen nichts Neues.

	Eizellen				Pollen	
	P-velans	p-velans	p-albic.	P-albic.	P-velans	p-velans
großblütig r	57	0	268	2	522	0
großblütig R	?	?	149	0	76	0
kleinblütig r.....	181	3	245	7	455	0
kleinblütig pil ...	?	?	171	4	290	0
kleinblütig lor ...	67	0	243	1	36	0
	305	3	1076	14	1379	0

Das crossing-over zwischen P und p beträgt also im Durchschnitt etwa 1,2%, ist aber nur in den Eizellen zu beobachten. Daß im Pollen p-*velans* fehlt, möchte man zunächst durch die Annahme erklären, die Übernahme von p aus *albicans* mache den *velans*-Komplex polleninaktiv. Aber im Pollen einer aus *albivelutina* kleinblütig weißnervig ×*suaveolens* gewonnenen *velutiflava* war p-*flavens* mit den *velans*-Chromosomen [1 · 2 + 3 p · 4] aktiv, wie die Kreuzung *biennis* × p-*velutiflava* zeigte, und die so erhaltene p-*albivelutina* ist, weil sich ihr Pollen völlig funktionstüchtig erweist, seit 10 Jahren in Kultur, in der ganzen Tracht, den plumpen Knospen, der starken Behaarung der P-Form durchaus gleichend. Es scheint deshalb denkbar, daß p-*velans* im Pollen nur neben P-*velans* unterliegt, ähnlich wie m-*flavens* neben M-*flavens* im Pollen der *flavicurva* (R. 1925, S. 9, 11). Freilich ist auch mit zwei anderen Möglichkeiten zu rechnen: einerseits könnte p-*velans* aus *velutiflava* ein *flavens*-Chromosom bekommen haben, das der Aktivierung des Pollens günstig ist; andererseits könnte bei der Pollenbildung der *albivelutina* der P-p-Austausch überhaupt unterbleiben.

Aus einer Versuchsreihe von Oehlkers (1933) ist ebenfalls zu entnehmen, daß im Pollen der *albivelutina* p-*velans* nicht aktiv wird; unter nicht weniger als 914 + 595 = 1609 Pflanzen der Kreuzungen von *O. suaveolens* und *biennis* mit *albivelutina* als Vater (S. 406, Tab. 21 und 22) war keine einzige ungetupfte. Über den Austausch P-p in den Eizellen ist den mitgeteilten Daten nichts Sicheres zu entnehmen. Die Klassen der 4. und 5. Querreihe der Tabelle 23 (S. 407) sind wohl als S p-*albata* anzusprechen, die der beiden letzten Reihen als P s-*velutina*, und P-*albicans* und p-*velans* sind wohl nicht als solche erkannt worden. Bei der Behandlung des Faktors S wird auf diese Angaben noch einmal zurückzukommen sein.

d) P-velans · p-flavens = O. (Lamarck. × suaveolens) velutiflava
oder O. (suaveol. × Lam.) flavivelutina.

Zwischen *velans* und *flavens* werden die Chromosomendublette [1 · 2 + 3P · 4] und [1 · 4 + 3p · 2] regelmäßig ausgetauscht, etwa eintretendes crossing-over zwischen P und p wird deshalb nicht sehr auffällig sein. Daß allerdings [1 · 2 + 3p · 4]-*velans* von [1 · 4 + 3p · 2]-*velans*

z. B. in der Verbindung mit *albicans* wohl unterscheidbar ist, mindestens wenn *velans* aus einer kleinblütigen Sippe verwendet wird, ist oben erwähnt; in der Kreuzung *O. biennis* × P p-*flavivelutina* sollten P-p-crossovers also wohl zu entdecken sein. Außerdem läßt sich die normale Koppelung von P und R — bei Verwendung von R-*velans* — benützen, um die gelegentliche Abtrennung des Allels P von seinem angestammten Chromosom deutlich zu machen; die seinerzeit (R. 1925, S. 45, unter Nr. 140) als fraglich bezeichnete P r-*rubiflava* in der Kreuzung P R-*flavivelutina* × r-*biennis* kann nach unseren jetzigen Erfahrungen ohne Bedenken als **P** r-*flavens·rubens* angesprochen werden, wobei das P auf das 3·2-Chromosom von *flavens* übergegangen sein muß. Dagegen sind bei *velutiflava* tris. *dependens*, mit dem überzähligen Chromosom 3·11 aus *gaudens* bzw. aus *rubens*, 2 Individuen mit 3**p**·4 und (in einer einzigen Familie) 3 Pflanzen mit 3**P**·2 gefunden worden (R. 1940, S. 291). — Der Zweifel Harte's (S. 123 f.) an meiner Deutung der Spaltung von *flavens·velans* wird durch vielfache Erfahrung widerlegt.

e) P-velans·p-flectens = O. (Lamarck. × atrovirens) velutiflexa.

In der *velutiflexa* wird dasselbe Dublett ausgetauscht wie in der *velutiflava*, nur mit dem Unterschied, daß auf Seiten von *flectens* die auffälligen dominanten Allele Fl (in 1·4) und M (in 2·3) vorhanden sind. In der *velutiflexa* selber ist die Auswechselung von P gegen p, was nach anderen Erfahrungen so viel bedeuten würde wie Austausch von P gegen M, nicht registriert. Aber in der Kreuzung Fl p P-*hookerivelutina dependens* × *suaveolens* wurden neben 164 P fl und 12 p Fl auch 2 P Fl gefunden (R. 1940, S. 307, Nr. 1383 und 1384), die wohl eher einem crossing-over von P als einem solchen von Fl die Entstehung verdankten, weil in den *dependens*-Sippen das crossing-over am P-Locus allgemein gefördert war.

f) P-velans·p-curvans = O. (Lamarck. × muricata) veluticurva.

Die Verbindung bildet einen 14-gliedrigen Ring. Außer nach der Blütengröße tritt keine Spaltung ein, auch crossing-over ist nicht beobachtet.

g) P-velans·p-rubens = O. (Lamarck. × biennis) velutirubata
oder O. (biennis × Lam.) rubivelutina.

Der Übergang von P auf *rubens* ist der erste Fall von crossing-over, der mir bekannt wurde; die Erscheinung ist auch auffallend genug. Der Komplex *rubens* ist in den Embryosäcken der *rubivelutina* sehr wenig aktiv, **P**-*rubens*-Keimzellen wurden deshalb nur im Pollen ange-

troffen (vgl. 1917, S. 207, 212, 148; 1925, S. 34, 36, 37, Nr. 94, 108). Das Korrelat **p**-*velans* ist ein einziges Mal in einer Eizelle gefunden (1925, S. 36, Nr. 96). Bis 1925 waren bei verschiedenen *fallax*-Stämmen aus *O. Lamarckiana* im ganzen beobachtet: in den Eizellen 669 P-*velans*, 1 **p**-*velans*,, 15 p-*rubens*, O P-*rubens;* im Pollen 271 P-*velans*, O p-*velans*, 256 p-*rubens*, 3 **P**-*rubens*. Bei einer *rubivelutina* aus der Kreuzung *O. biennis* München × *albivelutina* kleinblütig wurden dann noch in den Eizellen 118 P-*velans* und 7 p-*rubens* festgestellt (30/123); bei einer *velutirubata* aus *O.* r-*Lamarck.* × *biennis sulfurea* im Pollen 88 P-*velans* und 50 p-*rubens* (25/16); bei einer *velutirubata* aus *O. Lamarckiana vetaurea* × *biennis* im Pollen 61 P-*velans*, 71 p-*rubens* und 1 **P**-*rubens* (31/35); bei *rubivelutina* aus *O. biennis* × *Lamarckiana brevistylis* nach Selbstbestäubung 3 **P**P-Pflanzen unter 101 Individuen (29/41, 42; 30/43; 31/50); bei einer *velutirubata* aus *O.* (R-*muricata* × *Lam.*) R-*rigivelutina* × r-*biennis* in den Eizellen 33 P-*velans*, im Pollen 48 P-*velans* und 5 p-*rubens* (26/89 u. 90).

h) P-flavens · p-rubens.

Der *flavens*-Komplex kann aus *velans* 1 · 2 + 3 P · 4 übernehmen, und die *rubens*-Verbindung ist durch Kreuzung der *velutiflava* mit *biennis* ♂ zu gewinnen. In mehreren Familien wurde mit einer fraglichen Ausnahme (Nr. 199) kein crossover beobachtet (1915, S. 54, Nr. 192-200). Im einzelnen waren es in den Eizellen 127 P-*flavens* und 3 p-*rubens*, im Pollen 29 P-*flavens*, 23 p-*rubens* und 1 **P**-*rubens* fraglich (vielleicht nur damals fraglich erschienen), dazu in F_2 und F_3 64, meist P p-*flavirubata*, keine p p, wenige P P-*lutescens*. Bei einem anderen Stamm von derselben Konstitution wurden in F_2 und F_3 69 P p-*flavirubata* und 18 P P-*lutescens* gezählt (1941, S. 220, Nr. 1434 u. 1435).

i) P-albicans.

Wenn P aus *velans* auf dem Weg des crossing-over in *albicans* eingegliedert worden ist, wird P nur ausnahmsweise wieder von *albicans* getrennt. Am interessantesten ist die Verbindung von P-*albicans* mit [1 · 2 + 3 p · 4]-*velans*, wobei die beiden Komplexe Korrelate sind. Bei Selbstbestäubung entstanden in F_2 27 P p, in F_3 54 P p und 2 **p** p, kein P P.

P-*albicans* · p-*flectens*. Hier wurde als crossover in der Kreuzung *biennis* × P-*albiflexa* neben 79 p-*albiflexa* eine getupfte **P**-*albiflexa* gefunden, die sich bei der Analyse als sicheres crossover-Individuum erwies. Im ganzen waren es in 6 Familien (1934 u. 1935) in Eizellen 142 P-*albicans*, im Pollen 134 p-*flectens* und 1 **P**-*flectens*.

In den Verbindungen von P-*albicans* mit *flavens*, M-*gaudens*, *rubens* wurden keine crossovers gesehen.

P-*albicans* · *flavens:* 8 Familien, in den Eizellen 203 P-*albicans* und 92 p-*flavens*, im Pollen 160 p-*flavens*.

P-*albicans* · [1 · 4 + 3 p · 2]-*velans* (also mit der p-Gruppe aus *flavens*): nach Selbstbestäubung 64 P p, keine p p, keine P P (35/63).

P-*albicans* · M-*gaudens:* vgl. 1940, S. 296, Nr. 1209—1211; in Eizellen 80 P-*albicans* und 35 M p-*gaudens*, im Pollen 25 M p-*gaudens*.

P-*albicans* · *rubens:* in 3 Generationen 47 + 76 + 62 = 185 P p-Pflanzen, keine p p, keine P P (32/172, 33/147, 34/39).

k) P-flectens.

Der in P-*albicans* · *flectens* entstandene Komplex P-*flectens* hat, mit p-*albicans* zusammengebracht, sein P festgehalten. Unter 128 p-*albicans*-Eizellen und unter 50 P-*flectens*-Pollenzellen war kein crossover (1935, 1936).

l) P-rubens.

Unter den Verbindungen des durch crossing-over zwischen P-*velans* und *rubens* entstandenen Komplexes P-*rubens* ist die mit dem Korrelat p-*velans* die wichtigste. Unter mehr als 1000 Keimzellen war kein crossover. Es waren 546 p-*velans*-Eizellen, 504 P-*rubens*- und 18 p-*velans*-Pollenzellen (1925, S. 130f., Nr. 592—598).

p-*albicans* · P-*rubens*: 97 p-*albicans*- und 68 P-*rubens*-Eizellen, 267 P-*rubens*-Pollenzellen (1925, S. 38, Nr. 114—121; S. 130, Nr. 590, 591; dazu 6 weitere Familien).

flavens · P-*rubens*: In Eizellen 87 p-*flavens*, im Pollen 209 P-*rubens* und 8 p-*flavens* (1941, S. 219f., Nr. 1426—1433).

flavens · P-*gaudens* kann hier angeschlossen werden. In F_2 22 P p-*flavilaeta*, 8 p p-*lutescens* (1941, S. 220, Nr. 1436).

P-*rubens* · [1 · 4 + 3 p · 2]-*velans*, also mit dem p führenden Dublett aus *flavens*. In F_2 39 P p, keine p p, keine P P, 35/62.

P-*rubens* · [1 · 4 + 3 M p · 2]-*velans*, mit 1 · 4 aus *flavens* und 3 · 2 aus *curvans*: F_2 und F_3 zu klein; im Pollen 86 m P-rubens, 1 **P**-velans fraglich (1925, S. 51, 131, Nr. 599—601).

Abtrennung des aus *velans* übernommenen Gens P von P-*rubens* scheint also noch seltener als der Übergang des P von *velans* auf *rubens*.

m) p-albicans · P-^{h}franciscana = O. (biennis × franciscana) albifranciscana.

Selber habe ich nicht viel Erfahrung mit der Verbindung. Daß Emerson (1931a, wo statt p noch Gr = grüner Kelch und statt P noch gr = roter Kelch verwendet wird) in seinen Pflanzen mit „splashed", d. h. rot überlaufenen Kelchen **P**-*albicans* · P-^{h}*franciscana* vor sich hatte, habe ich schon auseinandergesetzt (1941, S. 209f.); daß sein „*sulfurens*" mit *albicans* nicht ganz identisch ist, macht wohl nicht

viel aus. Am klarsten ist von seinem Versuchsmaterial das der Tabelle 10 (S. 334), von Rückkreuzungen der *albifranciscana* F_1 mit *franciscana* ♂. Hier sind es 27 + 274 = 301 *albata* mit fast grünen Kelchen, also p P, und 31 „splashed yellow" oder P P. Das würde ein crossing-over von nicht weniger als 9,3 % bedeuten; über die gleichzeitig verfolgte Spaltung nach S-s ist unten genaueres zu vergleichen.

Die 5 „splashed sulfur" der Tabelle 10 sind vermutlich als korrelate crossovers **p**-h*franciscana* · P-h*franciscana* zu verstehen; da zusammen nicht weniger als 994 homozygotische *franciscana* gezählt wurden, wäre die relative Häufigkeit der Austauschindividuen hier viel geringer als die der P-*albata*, nur ein halbes Prozent.

Eine andere Möglichkeit ist die, daß es sich ebenfalls um P-*albata* handelt, aber weil sie gleichzeitig durch die Eizelle s erhalten haben, müßte doppeltes crossing-over vorliegen. Leider ist die Beschaffenheit des Pollens nicht geprüft. Die *albatae* haben, wie Davis (vgl. unten) regelmäßig festgestellt hat, mindestens zur Hälfte tauben Pollen. Die splashed sulfur müßten sich, wenn sie doppelte crossovers sind, ebenso verhalten; wenn sie dagegen p P-*franciscana* sind, dürfte ihr Pollen durchaus gut aussehen, denn daß p-h*franciscana* ähnlich früh wie *albicans* im Pollen inaktiviert wird, ist nach unseren Erfahrungen an *albihookeri* nicht wahrscheinlich.

Emerson selber hat später (1931b, S. 393) beide Gruppen von splashed, die gelben wie die *sulfurea*, einfach zu den *franciscana* gerechnet, denn er zählt nur 301 = 27 + 274 *sulfurens-* (= *albicans*) und 1025 = 31 + 5 + 948 + 41 h*franciscana*-Eizellen. Die Austauschhäufigkeiten berechnet er nur für S-s (vgl. unten S. 163). Seine Klassifizierung ruht auf der Annahme, splashed sei ein Gen, das die Ausdehnung der durch P bedingten Pigmentierung beschränkt (S. 392).

Wahrscheinlich liegen die Verhältnisse so: wenn die Reduktionsteilung in einer Samenanlage die ursprünglichen Korrelate p-*albicans* und P-h*franciscana* schafft, überwiegt in der Gonenkonkurrenz h*franciscana* (948 + 41 = 989 gegen 27 + 274 = 301); entstehen aber P-*albicans* und p-h*franciscana*, so ist wieder der P-führende Komplex im Vorteil (31 gegen 5). Für die Berechnung der Austauschhäufigkeit sollten deswegen sämtliche 36 crossovers zusammengefaßt werden; das macht dann bei im ganzen 1326 Individuen nur 2,7 % Austausch aus.

Oehlkers (1933, S. 422) beschäftigt sich auch mit den nicht leicht zu deutenden Daten von Emerson. Er meint in der Anmerkung, Gr-gr sei kein Glied der multiplen P-p-Reihe, und er weist auch schon auf die Möglichkeit hin, daß Gonenausfall die Austauschwerte beeinflussen könnte. Über den zweiten Punkt haben wir nur Vermutungen äußern können. Das Verhältnis von Gr zu P ist wohl endgültig geklärt, ebenso die Bedeutung von „splashed", das als besonderes Gen zu streichen ist.

Daß splashed bei Selbstbestäubung wie bei Rückkreuzung mit *franciscana* in splashed und rot spaltet (Tab. 14, S. 338), ist leicht zu verstehen: Die splashed sind wieder P P-*albata*, die roten sind *franciscana*. Grünkelchige *albata* kann nicht auftreten, und konstante splashed gibt es nicht, was Emerson selber (S. 339) auf „eine mögliche Assoziation mit einem Letalfaktor" zurückführt. Schwefelgelbe splashed sind, wie es scheint, nicht weitergezüchtet worden. Von dem Verhalten des Pollens der *albifranciscana* ist aus den Daten Emersons kein ganz klares Bild zu gewinnen. Bei Selbstbestäubung sind keine ungetupften Pflanzen = *albicans* · p-h*franciscana* gefunden worden. Bei Rückkreuzung der *O. franciscana* mit *albifranciscana* ♂ sind einige „splashed"-Individuen protokolliert (Tab. 11, S. 336), doch zur Hälfte schon als fraglich bezeichnet. Wenn die sicheren splashed wirklich P p waren, könnten sie nur P-h*franciscana* · p-h*franciscana* gewesen sein, nicht h*franciscana* · *albicans*, weil

albicans im Pollen niemals aktiv wird. Vermutlich ist es so, daß p-^{h}*franciscana*, mindestens neben P-^{h}*franciscana*, sich im Pollen gewöhnlich nicht durchsetzt, ähnlich wie p-*velans* (neben P-*velans*) und p-^{h}*Hookeri* (neben P-^{h}*Hookeri*; vgl. unten), aber ausnahmsweise doch aktiv ist.

Besonders umfangreiche Versuche hat Davis (1937) mit *albifranciscana* angestellt. Davis verwendet, ähnlich wie ursprünglich auch Emerson, die Symbole G (grüner Kelch) statt p und g (roter Kelch) statt P, weil die *albifranciscana* zwar kräftig rotgetupfte Stengel, aber fast unpigmentierte Kelche besitzt; dazu spielen noch die Allelenpaare D-d (d = dwarf, zwergig oder *nana*, weniger extrem verkleinert als *nanella*) und S-s eine Rolle in seinen Experimenten. Der Typus E, S s DG dg, gelbblütig, hoch, grünkelchig, ist also s D p-*albicans* · S d P-^{h}*franciscana*. Er lieferte bei Selbstbestäubung (Familie 26 · 75, Tab. 5, S. 111, und wieder Tab. 7, S. 115) 4 gelbe hohe rotkelchige (genauer „splashed") crossovers mit zur Hälfte schlechtem Pollen, also **P**-*albicans* · ^{h}*franciscana* unter 182 Pflanzen, in der nächsten Generation 3 **P**-*albata* unter 313 Individuen (Fam. 27. 64, Tab. 7, S. 116), und aus der Kreuzung dieses Typus E als Mutter mit dem Typus F (s s, sonst wie E zusammengesetzt) entstanden unter 226 Pflanzen wieder 4 gelbe hohe rotkelchige (splashed) **P** S-*albicans* · s P-^{h}*franciscana*. Das crossing-over P-p scheint hier also höchstens 2,2% zu betragen, aber über die Häufigkeit des Korrelats p-^{h}*franciscana* ist bei Selbstbestäubung nichts zu erfahren, und ebensowenig aus den Kreuzungen von *albifranciscana* mit verschiedenen *franciscana*-Formen, weil Davis nie Pollen mit p statt mit P verwendet und die p P- von den P P-Typen nicht trennt. Über die Veränderlichkeit der Austauschhäufigkeit wird unten noch ein Wort zu sagen sein (S. 173).

n) p-albicans · P-^{h}hookeri = O. (biennis × Hookeri) albihookeri.

In den ersten Versuchen (Hoeppener u. R. 1929, S. 66, Nr. 212 u. 213, wo versehentlich 14 „*Hookeri-albata*" statt *albicans* · *rubens* steht), und auch noch als Langendorf an umfangreichen Kulturen der *albihookeri* die Spaltung nach der Blütengröße verfolgte (L. 1930), waren mir die hier möglichen Typen nicht so vertraut, daß ich P-crossovers hätte sicher bestimmen können. Später habe ich bei Kulturen, die mein Schüler Sensenhauer aufzog, vor allem auf das Verhalten des *cruciata*-Merkmals geachtet. Eine *albata*-ähnliche *Hookeri*-Form in einer F_2 von *albihookeri* (39/180) ist zweifellos **p** P-*Hookeri* gewesen, entsprach also vermutlich den „splashed sulfur" in Emersons Kreuzungen von *albifranciscana* mit *franciscana*. **P**-*albicans* · ^{h}*Hookeri* habe ich mit Bewußtsein nicht zu Gesicht bekommen; das ist aber nicht verwunderlich, weil *albihookeri* sehr wenige *albicans*-Embryosäcke bildet[1]).

Emerson (1931 b, S. 386) berichtet kurz über „*sulfurens* · ^{h}*Hookeri*" und findet das Verhalten im wesentlichen identisch mit dem der ^{h}*franciscana*-Verbindung; von P-crossovers ist nicht die Rede.

Oehlkers (1933, S. 404, Tab. 18 u. 19) hat bei Bestäubung von

1) Zusatz b. d. Korr.: 1942 ist **P**-*albicans* (neben p-^{h}*Hookeri*) sicher festgestellt worden.

O. biennis und *O. suaveolens* mit Pollen von *albihookeri* unter 698 + 525 Pflanzen keine ungetupfte gefunden; p wird also im Pollen nicht aktiv, wie bei *albivelutina*. Was er über Versuche mit *albihookeri* als Mutter mitteilt (1940, S. 166 f., Tab. 4; S. 171 f., Tab. 5 u. 6; S. 178, Tab. 8), läßt nichts über crossing-over von P-p entnehmen, nur über S-s.

o) P von rigens.

Der Tupfenfaktor P von *rigens* liegt im Chromosom 3·4 wie bei *velans*, ^{h}*Hookeri* usw., anders als der von *stringens* (vgl. unten S. 170).

P-rigens · p-rubens = O. (muricata × biennis) rigirubata
oder O. (ammophila × biennis) rigirubata.

Davis (1917, S. 161) hat in der doppeltreziproken Kreuzung *O. (biennis × muricata) albicurva × (muricata × biennis) rigirubata* außer *albicans · rubens* einen zweiten, der *O. muricata* ähnlichen Typus gefunden, mit getupften Stengeln und größtenteils geschrumpften, meist 4—6-lappigen Pollenkörnern. Die Größe der Knospen (Fig. 3) läßt keinen Zweifel daran, daß es eine *hemigigas*-Form von der Zusammensetzung *albicans · [rigens + rubens]* war. Wir haben dieselbe triploide albirubirigida in der sesquireziproken Kreuzung *O. biennis × (ammophila × biennis) rigirubata* in 3 Individuen neben 26 normalen erhalten (36/139), und auch unter aus Selbstbestäubung gewonnener *rigirubata* (aus *O. ammophila* und *am. var. germanica*) fand sich wiederholt *hemigigas*, mindestens teilweise als *rigens · [rigens + rubens]* entstanden. Mit P ausgestattete aber sonst normale *rubens*-Pollenzellen wurden nie beobachtet, ebensowenig p-*rigens*-Eizellen, und auch aus den Daten von de Vries und von Davis ist kein derartiger Fund herauszulesen.

Austausch von P^{rig} und P^{vel} in der *rigivelutina* wird nicht leicht zu erkennen sein, weil die beiden P-Chromosomen als ganze nach dem Zufall ausgewechselt werden.

Die Verbindung *rigens · flavens* tauscht [1·2 + 3P·4] gegen [1·4 + 3p·2], crossing-over von P-p wird deshalb wieder leicht übersehen werden.

Einmal scheint P^{rig} auf *rubens* übergegangen zu sein, aber nicht unmittelbar aus *rigens* in *rigirubata*, sondern aus P^{rig}-*flavens* (mit 1·2 + 3P·4) in P-*flavirubata;* das **P**-*rubens*-Pollenkorn wurde bei der Kreuzung mit *suaveolens* gefunden (R. 1925, S. 91 f., Nr. 403). Danach würde also das Gen P aus *rigens* einen damit behafteten Komplex noch nicht polleninaktiv machen, während das ganze 3P·4-Chromosom von *rigens* das meistens tut.

9. Austausch von pil-Pil.

Eine pil **pil-***albivelutina*, mit typisch olivgrünem Laub und bräunlicher Behaarung, entstand ein einziges Mal aus selbstbestäubter *O.* (*biennis* × *Lamarckiana* kleinblütig) *albivelutina* F_1 kleinblütig (1928/36) unter 55 Pflanzen. Der Stamm ist in 12 Generationen im gleichen Maße konstant geblieben wie die Ausgangsform, d. h. er brachte nur hin und wieder eine P P-Pflanze oder einzelne wohl 15-chromosomige Abweicher. Die Diakinesekonfiguration ist ein 14er-Ring, und auch das züchterische Verhalten in verschiedenen Kreuzungen beweist, daß keine Translokation eingetreten ist. Die phänische Auswirkung des homozygotisch verwirklichten Faktors pil ist aber trotzdem genau so entschieden, wie wenn das ganze pil-Chromosom von *albicans* doppelt vorhanden ist.

Das Korrelat **Pil-***albicans* ist in demselben Stamm von *albivelutina* gefunden worden, bei der Kreuzung derselben F_1 mit pil-*albieflexa* ♂. Es entstanden 45 Pil-*velans* · pil-*eflectens*, 10 pil-*albicans* · pil- *eflectens* mit bräunlicher Behaarung und 1 **Pil-** pil-*albieflexa* mit grünem Laub und farblosen Haaren (1929/112), weiterhin konstant.

Sonst wurde bei Tausenden von Individuen der verschiedensten *albicans*-Verbindungen nie crossing-over von pil-Pil gefunden, obwohl bei Selbstbestäubung wie bei geeigneten Kreuzungen sorgfältig darauf geachtet wurde. In Kombinationen, die das 9 · 8-Chromosom doppelt enthalten, läßt crossing-over sich nicht nachweisen.

10. Austausch von R-r.

Im Beginn meiner Studien habe ich in mehreren Familien der Nachkommenschaft von O. (*biennis* × *Lamarckiana*) R-*albivelutina* Pflanzen mit r-*velans* protokolliert, und zwar nicht gar zu selten (R. 1925, S. 126f., Nr. 547, 549, 552 b). Normalerweise bildet die Verbindung *albicans* · *velans* einen 14er-Ring. Emerson u. Sturtevant (1931, S. 411) haben meinen Befund durch die Annahme plausibel zu machen versucht, ich hätte *biennis*-Sippen kultiviert, deren *albicans* das Chromosom 1 · 2 besaß, aber diesen Ausweg kann ich selber nicht als praktikabel ansehen. Schon die r-*albivelutina* hat zeitweise schwach rötlich gefärbte Mittelnerven, und umgekehrt verliert sich bei der R-*albivelutina* die Rotfärbung der Nerven früher als bei anderen R-Formen. Es ist deswegen wohl möglich, daß in den ersten Jahren, als das Ergebnis noch nicht als absonderlich erkannt war, gewisse R-Pflanzen für r gehalten wurden. Eindeutig ist nur der Befund, daß in der Kreuzung *biennis* München × R-*albivelutina* (Nr. 552 b) 3 R-*fallax* auf-

traten, die nichts anderes als R-*rubens* · r-*velans* gewesen sein können. Hier, wie sonst, wo r-*velans* protokolliert ist, handelt es sich um den Pollen der R-*albivelutina;* in den Eizellen ist nie ein — wirklicher oder vermeintlicher — Austausch beobachtet (Nr. 550, 551, 552 c). Später habe ich überhaupt nichts mehr von Austausch zwischen R und r zu sehen bekommen, auch im Pollen nicht. Eine F_2 der primären Kreuzung *O. biennis* × R-*Lamarckiana* bestand aus 46 R-Pflanzen (24/28). Die großblütige rotnervige *albivelutina*, von der schon unter P die Rede war, brachte bei Selbstbestäubung in 5 Generationen unter 122 Pflanzen keine weißnervige, und bei Bestäubung mit Pollen von *O. suaveolens* entstanden 27 p r-*albiflava* und 76 P R-*velutiflava*, in der reziproken Kreuzung 33 R-*velutina*. Der Austausch R-r ist also sicher selten.

Der zweite Fall von R-crossovers betrifft die Verbindung [2 · M p 3 + 1 · 4] -*velans* · R-*rubens*. Die Kombination bildet, anders als die gewöhnliche *rubivelutina*, einen 14er-Ring, kein freies Paar. Trotzdem trat Spaltung nach R-r ein (R. 1925, S. 47, Nr. 152 ff.). Die Kreuzung M p R-*velutirubata* × -r-*biennis* brachte 15 r- und 2 **R**-*velans* · r-*rubens*, die mit *suaveolens* brachte 9 r-*velans*, 1 **R**-*velans*, 12 R-*rubens*, die Kreuzung r-*biennis* × M p R-*velutirubata* brachte 25 r-*velans* und 1 **R**-*velans;* also zusammen 4 crossovers unter 65 Keimzellen.

Eine ganz ähnlich konstituierte *fallax*, [2 · M p 3 + 1 · Fl 4]-*velans* · R-*rubens*, brachte ebenfalls, und zwar als trisomische *dependens*-Form, bei Kreuzung mit r-*albilaeta* 21 r- und 2 **R**-*velans* (R. 1940, S. 306, Nr. 1373), aber in anderen größeren Familien (Nr. 1374—1379) war weder in den Eizellen noch im Pollen ein crossover zu finden.

Endlich ist über unerwartete rotnervige Pflanzen berichtet von der Kreuzung r-*Lamarckiana* × R-*rubieflexa*; unter 54 *velans* · *eflectens* waren 3 **R** (R. 1937, S. 115. Nr. 940). Bei einigen hundert Pflanzen anderer Kreuzungen fand sich kein crossover, weder unter *velans* noch unter *rubens* (Nr. 941—944).

In keinem der beschriebenen Fälle ist die Diakinesekonfiguration der Abweicher ermittelt, es ist also nicht sicher, ob es sich um echtes crossing-over handelt oder um Segmentverwechslungen (Translokationen) zwischen nichthomologen Chromosomen. Bei der Häufigkeit des Austauschs in der M p-*rubivelutina* ist es aber ganz unwahrscheinlich, daß hier Translokation vorliegt. Wenn das crossing-over sich bei dieser Verbindung reproduzieren läßt, wird es möglich sein, zu entscheiden, ob R im 1- oder im 2-Ende liegt. Es brauchte nur M p R-*velans* mit *albicans* verbunden zu werden: wenn jetzt R-r frei getauscht wird, liegt

R in 1, weil *albicans* 1·4 besitzt; bleibt R mit *velans* gekoppelt, so liegt der Faktor in 2. Auch die Frage könnte geprüft werden, ob das Gen R ebenso wie das ganze R-Chromosom zygotische Letalwirkung besitzt. Nach der Erfahrung, daß **r**-*velans* aus *albicans*·R-*velans* mit R-*rubens* lebensfähig ist, läßt sich schließen, daß die Letalwirkung hier an dem ausgetauschten R-Element hängt; doch brauchte das Chromosomenstück, mit dem R ausgewechselt wird, nicht in jeder Komplexverbindung genau gleiche Länge zu haben.

Unter vielen hundert Pflanzen, die als Nachkommen von R-r-Sippen erzogen wurden, z. B. in den Verbindungen von R-*rubens* mit *curvans*, *flavens*, *flectens*, *percurvans*, *eflectens*, kamen keine crossovers zur Beobachtung, ebenso bei den spontanen Sippen *O. biennis*, *O. rubricaulis*, *O.* R-*muricata* Venedig. Über *pictirubata*, die besonders viel kultiviert wurde, läßt sich nichts aussagen, weil auch *pingens* einen Rotnervfaktor besitzt, der sich nach seiner phänotypischen Wirkung von dem R in *rubens* nicht unterscheiden läßt. Wo R und r in dem 1·2-Paar liegen, wie bei *O. Lamarckiana*, *rubivelutina*, *rigirubata*, *rubens*·^{h}*Hookeri* und verschiedenen ähnlichen Verbindungen, würde crossing-over ebenfalls nicht merkbar, selbst wenn es vorkäme. Wo das r-Chromosom markiert ist, wie durch den *vetaurea*-Faktor, wird zwischen den beiden 1·2-Chromosomen nicht R getauscht, sondern vet.

11. Austausch von S-s.

Über das *sulfurea*-Merkmal haben andere Autoren mehr Erfahrungen gesammelt als ich, weil die gewöhnlich kultivierten Sippen von *O. biennis* den Komplex s-*albicans* besitzen, während ich im Münchener Garten zufällig zuerst eine S S-*biennis* in die Hände bekam und auch weiterhin mit dieser Form, die wegen der Häufigkeit ihrer *rubens*-Eizellen für manche Zwecke vorteilhaft ist, vorzugsweise experimentiert habe.

a) s-albicans·S-rubens = O. biennis.

Im Freien findet sich überall, wo *O. biennis* in größerer Zahl auftritt, auch die var. *sulfurea* = s-*albicans*·s-*rubens*, die wohl eher durch crossing-over als durch Mutation primär entsteht und sich dann stellenweise zu vermehren scheint. Im Garten hat de Vries sie zu 0,3 % entstehen sehen (Op. Coll. VII, S. 20, 249; 27 *sulfurea* unter 8500 Pflanzen).

b) s-albicans·S-flavens = O. suaveolens.

Auch die spontanen *suaveolens*-Sippen enthalten, soviel bekannt, den rezessiven *sulfurea*-Faktor kryptomer. Bei Fontainebleau, an dem Standort der von de Vries kultivierten und durch andere Autoren von

ihm übernommenen Sippe, fand sich auch die schwefelgelbe Varietät (Op. Coll. VII, S. 249) = s-*albicans* · s-*flavens*. Ebenso traf ich *sulfurea* unter der etwas abweichenden *O. suaveolens* bei Berlin-Friedrichshagen (R. 1941, S. 202 ff.). Nach kontrollierter Selbstbestäubung der *O. suaveolens* fand DE VRIES die *sulfurea* zu etwa 0,1 % (Op. Coll. VII, S. 249; 1 Abweicher unter rund 1000 Pflanzen); auch OEHLKERS hat sie erhalten (1924, S. 2). Uns ist sie nicht vorgekommen, weder in der seit lange kultivierten Sippe von de Vries, die sicher noch immer s S ist, noch in der Nachkommenschaft der bei Friedrichshagen gesammelten gelben Rasse.

c) s-albicans · S-^{h}franciscana = O. (s-biennis × franciscana) albifranciscana.

Die unter P schon erwähnten sehr eingehenden Versuche von DAVIS mit dieser Form sind hier genauer zu erörtern. DAVIS kommt zu folgenden Ergebnissen: P (er sagt dafür g) und d (für dwarf, zwergig) von ^{h}*franciscana*, und entsprechend p (er sagt G) und D von *albicans* liegen in dem freien Chromosomenpaar der *albifranciscana;* das Allelenpaar s-S liegt in dem 12er-Ring; S-s werden ohne weitere Komplikation ausgetauscht, aber p ist mit D und mit einem Pollenletalfaktor gekoppelt, dessen Substrat so ausgedehnt ist, daß sowohl p D-^{h}*franciscana* wie P d-*albicans* im Pollen ausfallen; so läßt sich die Darstellung S. 155 in unserer Formulierung am ehesten wiedergeben.

Der letzten Folgerung ist, wenn auch mit Einschränkungen, zuzustimmen; daß der Ersatz von P durch p aus *albicans* die Pollenkörner inaktiviert, wissen wir von *velans* und von ^{h}*Hookeri*, aber ob die pollenletale Wirkung von p nicht durch eine geeignete Umgebung aufzuheben ist, wie es bei *velans* vielleicht der Fall ist, bleibt zu prüfen. Ein Beweis dafür, daß D den Pollen der *albifranciscana* inaktiviert, scheint uns nicht erbracht, weil die Kreuzung d d × D d-*albifranciscana* nicht ausgeführt ist. Und selbst wenn der Beweis erbracht wäre, würde das noch nicht eine nähere Beziehung zwischen D und p dartun, als sie zwischen D und s oder zwischen p und s besteht, weil ein Komplex mehrere „pollenletale" Bezirke besitzen kann, wie *rigens* in 3·4 und 5·6 (P^{rig}-*velans* und Sp^{rig}-*rubens* sind im Pollen nicht zu finden). Warum DAVIS den Austausch S-s in der *albifranciscana* nicht als crossing-over bezeichnet und anscheinend als gegenüber P und D freie Kombination auffaßt, ist schwer zu verstehen; weite Abweichungen von dem mechanischen Verhältnis 1:1 oder 3:1 kommen freilich auch bei Kreuzungen zwischen s s- und S s-*franciscana*-Sippen vor, die sämtlich 7 Paare bilden, und DAVIS gibt sich viel Mühe, um zu ermitteln, wie viel davon sich

auf Konkurrenz der Pollenschläuche oder der Embryosäcke zurückführen läßt; aber wenn S-s im 12er-Ring liegt, muß der Austausch auf dem Weg des crossing-over erfolgen.

Auch die von Davis versuchte Lokalisierung der Gene P, D, S hält nicht stand. In dem freien Paar kann, auch nach den Ergebnissen von Davis, keines der drei Gene liegen, weil sie alle miteinander gekoppelt sind und diese Koppelungsgruppe keineswegs frei zwischen den Komplexen getauscht wird. P und S gehören, wie an anderem Material dargetan wird, demselben Chromosomenschenkel, nämlich 3, an, und anderswo im Ring — nach Emerson und Sturtevant (1932, S. 400) wahrscheinlich in 13 oder 14 — liegt das *nana*-Gen d. Für eine *albifranciscana*, die zwei freie Paare bildet (aber sich in bezug auf die in Rede stehenden Gene nicht anders verhält), haben die beiden eben genannten Autoren diese Beziehungen klar dargestellt, und daß Davis im Jahre 1937 die um fünf Jahre früher erschienene Arbeit nicht berücksichtigt hat, ist der Ausdeutung seiner eigenen Befunde nicht förderlich gewesen.

Als Muster soll das Ergebnis der Kreuzung s S-*albifranciscana* × s s-*albifranciscana* (S. 123 f., Tab. 9) analysiert werden. Der verwendete Pollen besteht aus s d-^{h}*franciscana* — D-crossovers wären, wenn sie vorkämen, nicht zu erfassen —, *albicans* fehlt natürlich, und ebenso fehlt p-^{h}*franciscana*. In den Eizellen sind zu erwarten s p D-*albicans* und S P d-^{h}*franciscana*, als crossovers sind sämtliche Kombinationen theoretisch möglich. Gefunden wurden, wenn wir nur die Eizellen aufschreiben, in anderer Anordnung als im Original:

s p D - albicans	= sulfur tall green	49 +	93
S p D - albicans	= yellow tall green	2 +	6
S P D - albicans	= yellow tall red (crossovers)	4 +	1
s p **d** - albicans	= sulfur dwarf green (crossovers)	1 +	1
S p **d** - albicans	= yellow dwarf green (crossovers)	4 +	0
s **P** - albicans	vacat (wäre doppelt crossover)		
S P d - ^{h}franc.	= yellow dwarf red	155 +	121
s P d - ^{h}franc.	= sulfur dwarf red	10 +	5
s p d - ^{h}franc.	vacat (vielleicht von s P nicht unterschieden)		
D - ^{h}franc.	vacat (zufällig).		

Alle *albicans*-Verbindungen haben zur Hälfte schlechten Pollen, was für die crossovers jedesmal hervorgehoben ist. Wie man sieht, ist weder **S** p D-*albicans* noch das Korrelat s P d-^{h}*franciscana* bei Davis als crossover bezeichnet; als crossing-over gilt nur die Trennung von p und D, die zur Bildung von P D und p d führt.

Bei der reziproken Kreuzung, s s-*albata* × s S *albata* (S. 123, Tab. 9), sind viel weniger crossovers beobachtet, weil im Pollen verschiedene Typen eliminiert werden; es sind unter 92 Pflanzen 1 yellow dwarf green = s p **d**-*albicans* · S P d-^{h}*franciscana* (als crossover anerkannt), und unter 281 Pflanzen 1 sulfur dwarf red = s P d-^{h}*franciscana* · s P d-^{h}*franciscana*. Dieselben Kreuzungen mit reichlicher und spärlicher Be-

stäubung (S. 152, Tab. 18) sagen nur insofern etwas Neues, als die beiden yellow tall reds in s s-*albata* × s S-*albata* als s **P**-*albicans* · S P-^{h}*franciscana* (dazu viel eher D · d als d · D) entstanden sind. Die übrigen Tabellen auszudeuten ist wohl überflüssig, sie bringen, wovon wir uns im einzelnen überzeugt haben, nur die schon bekannten Kombinationen.

Das experimentelle Material von Davis ist das aufschlußreichste, das wir zur Frage der Bindung von p und s an den *albicans*-Komplex, bzw. der Bindung von P und S an einen Komplex der *velans*-Gruppe besitzen. S-s können allein ausgetauscht werden, liegen also dem Ende des 3-Schenkels nahe; P-p werden nur gemeinsam mit S-s ausgewechselt, liegen also weiter nach innen. Doppeltes crossing-over scheint nicht beobachtet, also liegen die beiden loci einander recht nahe.

Über die Häufigkeit der p-^{h}*franciscana*-Eizellen geben die Daten von Davis keinen Aufschluß, weil er p P- von P P-*franciscana* nicht unterscheidet. Emerson trennt in seiner ersten Arbeit augenscheinlich die p P-*franciscana*, ohne ihre Konstitution ganz zu verstehen, als splashed sulfur von den P P als red, aber die splashed yellow hat er nicht als P P-*albata* erkannt. Davis war der Deutung dieser Form auf der Spur, weil er den zur Hälfte schlechten Pollen beachtete, und seine Angabe, daß die tall red yellows schwächer rot gefärbte Kelche haben als die *franciscana*, beseitigt jeden Zweifel an der Identität mit den splashed yellows von Emerson. So lassen sich die Formen der Tabelle 10 von Emerson (1931 a, S. 344) mit einem hohen Maß von Wahrscheinlichkeit identifizieren. Hier sind es nun 31 S P-*albifranciscana* und 27 S p-*albifranciscana*, was nach dem aus dem sonstigen Versuchsmaterial erschlossenen Lageverhältnis zunächst befremdend erscheint. Wenn wir aber, wie es oben (S. 155) schon geschehen ist, die Korrelate zusammenfassen, um der etwaigen Gonenkonkurrenz bei der Embryosackbildung Rechnung zu tragen, so ergibt sich bei einer Gesamtzahl von 1326 Pflanzen:

27 S p-albicans + 41 s P-^{h}franciscana = 68 S—s-crossovers = 5,1%,
31 S P-albicans + 5 s p-^{h}franciscana = 36 S P—s p-crossovers = 2,7%.

Dieses Verhältnis steht im Einklang mit dem auf anderem Weg gewonnenen Ergebnis, daß S weiter nach außen liegt als P.

Für den Austausch von S—s im ganzen kommen 5,1 + 2,7 = 7,8% heraus. Emerson (1931 b, S. 393) berechnet für die *albicans*-Eizellen 9% crossing-over (27 auf 301), für die ^{h}*franciscana*- Eizellen 4% (46 auf 1025). Dabei sind aber die 31 splashed yellows irrtümlicherweise als *franciscana* statt als *albata* gerechnet. Führen wir diese Korrektur aus, so ergeben sich nicht weniger als 17,5% Austausch für

albicans (58 auf 332), 4,6% für ^{h}*franciscana* (46 auf 994). Daß eine solche Behandlung unbiologische Statistik wäre, leuchtet ein. Das biologische Moment der Konkurrenz im weitesten Sinne darf bei den Oenotheren nirgends außer acht gelassen werden, und ob bei der von uns angewandten Behandlungsweise alle Teilmomente der Konkurrenz schon erfaßt sind, ist keineswegs sicher.

Die Spaltung im Pollen kann nur an ^{h}*franciscana* beobachtet werden, weil *albicans* nicht aktiv wird. Emerson (l. c. S. 393) findet in der Kreuzung s s-*franciscana* × s S-*albata* F_1 1,3% Austausch (4 crossovers auf 312 Pflanzen, l. c. S. 336, Tab. 11). Bei Davis sind es in den vergleichbaren Kreuzungen s s-*albata* × s S-*albata* (F × E, Tab. 9, 18) 0 + 1 + 1 + 2 crossovers auf 92 + 281 + 75 + 146 Pflanzen, das sind 4 auf 594 oder 0,7%. Schon Emersons Wert ist nur der sechste Teil der in den Eizellen gefundenen Häufigkeit des gesamten Austauschs. Aber da wir wissen, daß p im Pollen nie aktiv auftritt, dürfen wir die Austauschwerte im Pollen nur mit dem Anteil des crossing-over in den Eizellen vergleichen, bei dem P-p nicht berührt wird. Auch so ist das Verhältnis noch immer 1,3:5,1 oder 1:4. Wodurch dieser Unterschied verursacht ist, wird schwer zu ermitteln sein. Davis hat verschieden reichliche Bestäubung geprüft, ohne eine Verschiebung zu erreichen (S. 151 f.). Daraus darf aber noch nicht ohne weiteres geschlossen werden, daß keine Art von Konkurrenz zwischen S- und s-Pollenzellen im Spiel ist und schon die Austauschvorgänge bei der Bildung des Pollens anders verlaufen als bei der der Embryosäcke.

Sowohl Emerson wie Davis haben reiches experimentelles Material nicht vollständig auswerten können, weil sie die Komplex-analyse nicht weit genug getrieben haben. Davis scheint überhaupt die Komplexvorstellung nicht gern zu handhaben; in den Kapitelüberschriften führt er allerdings, wenn es sich um die *albata* handelt, Komplexformeln wie d ^{h}*franciscana* · d *sulfurens* an — wobei der Eizellenkomplex *sulfurens* = *albicans* immer an zweiter Stelle genannt ist, was schon irreführen kann —, aber ob er mit diesen Formeln gearbeitet hat, ist fraglich. Seine eigenen, nur Buchstabensymbole verwendenden Konstitutionsformeln wie $S\,s\,\overline{DG}\,\overline{dg}$ stellen nicht nur den Sachverhalt auf Grund gewisser nicht ganz stichhaltiger Erwägungen nicht richtig dar, sondern sie verzichten auch auf ein Veranschaulichungsmittel, das bei Komplexheterozygoten, mit ihren wohl definierbaren Konstitutionsresten neben den durch Buchstaben dargestellten Einzelfaktoren, nützlich ist. Eine Formel wie s p D-*albicans* · S P d-^{h}*franciscana* ist ein anschauliches Modell, das zu klar formulierbaren Erwartungen hinführt, die Beurteilung der beobachteten Formen erleichtert und bei der weiteren Planung gute Dienste leistet.

Zu einer Zeit, als die Komplexformulierung noch wenig geübt wurde, hat Shull sorgfältige Untersuchungen über Koppelung bei *O. Lamarckiana* und verwandten Formen ausgeführt. Was er über crossing-over zwischen *sulfurea*-Blüten einerseits und roten Stengeln, *rubricalyx*-Knospen, *nanella*-Statur andrerseits be-

richtet (1923a, S. 91; 1923b, S. 162ff.), läßt sich nicht mit voller Sicherheit in unsere Sprache übersetzen, und deshalb sind auch die Häufigkeitswerte, die er für den Austausch berechnet (bis zu 26%!), nicht zu kontrollieren. Mindestens zum Teil beziehen sich diese Versuchsreihen auf *albifranciscana*. Zu dem Versuch über die Beziehung zwischen dem *sulfurea*- und dem *nanella*-Merkmal (S. 164) vgl. unten (S. 169).

d) s-albicans · S-^{h}Hookeri = O. (s S-biennis × Hookeri) albihookeri.

Bei Selbstbestäubung entstehen in der Mehrzahl groß- und kleinblütige *Hookeri*, wenige gelbe *albata*, noch weniger *albata sulfurea* = s-*albicans* · s-^{h}*Hookeri* und *albata*-ähnliche fast grünkelchige s p-^{h}*Hookeri* · P-^{h}*Hookeri*. In der Nachkommenschaft der s S p P-*Hookeri* treten s s p P- und auch P P-Pflanzen auf, aber keine ungetupften s s p p; das bedeutet, daß wohl s P, aber nicht s p im Pollen aktiv wird. Einzelheiten sollen später mitgeteilt werden, zugleich mit der Darstellung des Erbgangs des *cruciata*-Merkmals, weil eine *O. biennis cruciata* zu der Kreuzung verwendet war. S läßt sich also wieder von P trennen, und wenn P sich von ^{h}*Hookeri* trennt, schließt sich S an. In Übereinstimmung mit anderen Erfahrungen sagen diese Befunde, daß S dem 3-Ende näher liegt als P.

Oehlkers, der die s S-*albihookeri* meist aus *O. suaveolens sulfurea* hergestellt hat, findet unter 698 + 525 = 1223 Pollenzellen 4 + 4, also 0,57 und 0,76, im ganzen 0,65% s-^{h}*Hookeri* als crossovers (1933, Tab. 18, 19, 32). In späteren Versuchen wird ein ähnlicher Wert, 0,44%, im Pollen gefunden, bei n = 900, aber ein viel höherer, nämlich 4,24%, in den Eizellen bei n = 825 (1940, Tab. 8). In einer letzten Versuchsreihe werden in den Nachkommenschaften einzelner verschieden behandelter Blüten 0,0 bis 3,7% (nämlich 3 bei n = 81) s-^{h}*Hookeri* im Pollen gefunden (1940, Tab. 2 und 3). Die eingehend dargestellten Ergebnisse der Tab. 4 bis 6 können für die Beurteilung der Spaltung in den Eizellen im einzelnen nicht ausgewertet werden, weil die Klassenbildung zu unsicher ist; vermutlich ist S P-*albicans* zu ^{h}*Hookeri* und s p-^{h}*Hookeri* zu *albicans* geschlagen. Über den Unterschied zwischen den reziproken Kombinationen wird unten (S. 181) zu reden sein. — Ob schon bei der Pollenbildung die crossovers seltener zustandekommen als in den Samenanlagen, oder die gebildeten s-Pollenzellen gegenüber den S benachteiligt sind, ähnlich wie p gegen P, läßt sich an diesem Material nicht beurteilen.

e) S p-excellens · s P-^{h}Hookeri = O. (chicaginensis × Hookeri) excelsihookeri.

Aus eigener Erfahrung ist uns *O. chicaginensis* nicht sehr genau bekannt (vgl. R. u. Cleland, 1933), und auch von anderer Seite ist die züchterische Analyse nicht viel weiter vertieft worden. Oehlkers (1940, S. 178) fand für die Trennung von P und s bei der *excelsihookeri* den Wert 0,36% im Pollen und genau den gleichen Wert, 0,35%, in den Eizellen. Einzelheiten über die Experimente werden

nicht mitgeteilt. Wichtig ist, daß *excellens* das 3·4-Chromosom ebenso besitzt wie ^{h}*Hookeri*, daß der Austausch S-s sich also in einem freien Paar abspielt, ohne häufiger zu sein als der Austausch in Ringen.

Der Pollenkomplex der *O. chicaginensis*, *punctulans*, ist nach den feinen Stengeltupfen benannt worden, die er vererbt. Ob dieser Tupfenfaktor ein weiteres Glied der P-Reihe ist, läßt sich nach den jetzt gesammelten Erfahrungen durch Verbindung von *punctulans* mit s-*albicans* prüfen. Wenn er gegen s ausgetauscht wird, liegt er im 3-Ende und ist mit P von *velans* usw. isotop.

f) s-flavens · S-^{h}Hookeri = O. (s s-suaveolens × Hookeri) flavihookeri.

Flavens fügt die Chromosomen 1·4 und 3 s p·2 mit 1·2 und 3 S P·4 von ^{h}*Hookeri* zu einem kleinen Ring zusammen, die übrigen fünf Chromosomen sind in beiden Komplexen homolog. Die Spaltung ist deswegen so reich, daß sie sicher noch von niemand ganz verstanden worden ist.

Oehlkers teilt seine ersten Erfahrungen über die Trennung von P und S in Einzelheiten mit (1933, Tab. 10, 11, 32), die späteren summarisch (1940, Tab. 8); die Individuenzahlen sind in allen Versuchen hoch, um tausend. Bei p s-*flavens* · S P-^{h}*Hookeri* beträgt der Austausch, der S und P voneinander trennt, im Pollen 1,43, 2,21, 0,34 %, in den Eizellen 0,06 %. Betrachten wir aber die Zahlen der Tabelle 32 genauer, so finden wir S p 11 + 17 = 28, s P 2 + 3 = 5, S P 743 + 702 = 1445, s p 156 + 182 = 338, d. h. die Korrelate sind im Pollen sehr ungleich häufig, bei den crossovers ebenso wie bei den noncrossovers. Die Vorgänge bei der Reduktionsteilung können zu solchen Ungleichheiten nicht führen, also liegen Konkurrenzerscheinungen vor, die wir in keiner Weise übersehen und in Rechnung ziehen können. Um nur auf einige Punkte hinzuweisen: s p ist zunächst als unverändertes *flavens* anzusprechen, aber auch [1·4 + 3·2]-^{h}*Hookeri* müßte s p sein, und die Zahlenverhältnisse machen wahrscheinlich, daß diese gonische Kombination eliminiert wird. Aber selbst wenn wir 338 verdoppeln, wird die Zahl der Korrelate, 1445, noch lange nicht erreicht; somit ist s p allgemein gegen S P, nämlich gegen unverändertes ^{h}*Hookeri* und [1·2 + 3·4]-*flavens*, im Nachteil. Weiter: die Daten der Tabellen 10 und 11 sind nicht streng vergleichbar, weil in der Kreuzung mit *O. suaveolens* als Mutter die Sp-Homozygoten (teils *flavens* · *flavens*, teils Sp-*flavens* · Sp-^{h}*Hookeri*) ausfallen, während solche letalen Kombinationen nicht entstehen, wenn *O. biennis* Mutter ist; doch wird das an den maßgebenden Zahlenverhältnissen nicht viel ändern. Sehen wir von diesen unklaren Beziehungen ab und füllen wir nur die crossovers von 28 + 5 auf 28 + 28 auf, so erhalten wir eine wenig größere Gesamtzahl, 1841

statt 1816, und ein Austauschprozent von 3,04, also genau soviel wie in den Eizellen in dem Versuch von 1935. Aber weil in diesem Versuch für den Pollen eine sehr geringe Austauschhäufigkeit, 0,34 %, gefunden ist, kann die errechnete Übereinstimmung zufällig sein. Immerhin machen die mitgeteilten Überlegungen wahrscheinlich, daß an dem Unterschied zwischen Pollen und Eizellen unterschiedliche Konkurrenz- bzw. Eliminationserscheinungen wesentlich beteiligt sind. Diese gerade den Pollen treffenden Störungen sind deshalb besonders störend, weil die Beeinflussung der Chiasmen- (Endbindungs-)häufigkeit durch Variierung der Außenbedingungen aus technischen Gründen nur am Pollen studiert werden kann. — Der von Oehlkers (1940, S. 177) beobachtete Unterschied im Verhalten der Reziproken ist unten (S. 181) zu besprechen.

g) S p-gaudens · s P-^{h}Hookeri = O. (Lamarck. × Hookeri) laetihookeri.

Oehlkers (1940, Tab. 8) findet im Pollen 2,44, in den Eizellen 2,14 % crossing-over zwischen S und P. Der Austausch P-p sollte deshalb auch nicht zu selten sein. Beobachtet haben wir ihn nicht.

h) s-albicans · S-velans = O. (s-biennis × Lamarckiana) s S-albivelutina.

Oehlkers hat *O. suaveolens sulfurea* und *O. biennis sulfurea* mit dem Pollen einer solchen s S-*albivelutina* bestäubt und unter 914+ 595 Pflanzen nicht eine einzige *velutina sulfurea* gefunden, so wenig wie eine ungetupfte (1933, S. 406, Tab. 21 u. 22). Bei der reziproken Kreuzung, mit *O. suaveolens sulfurea* als Vater (S. 407, Tab. 23), glaubte er 13 „*velans · flavens* gelb ungetupft" zu finden, die aber wohl **S** p-*albicans* · s-*flavens* waren, und 12 „*albicans · flavens sulf.* getupft", vermutlich s P-*velans* · s-*flavens*. Da, wie wir wissen, P in der *albivelutina* nicht zu selten getauscht wird, sind auch **S P**-*albicans* und **s p**-*velans* zu erwarten, aber **S P**-*albiflava* ist wohl nicht von S P-*velutiflava* und **s p**-*velutiflava* nicht von s p-*albiflava* unterschieden worden. Die Häufigkeit von 25 crossovers auf 2141 Pflanzen, gleich 1,2%, stellt also, wie Oehlkers (1940) für entsprechende Kombinationen hervorhebt, nur crossing-over zwischen S und P dar. Der Gesamtaustausch von S—s muß höher sein. Im Pollen ist überhaupt kein Austausch gefunden, das Verhalten ist also noch extremer als bei *albifranciscana* und bei *albihookeri*.

i) s-flavens · S-velans = O. (s s-suaveolens × Lamarckiana) s S-flavivelutina.

Die Verbindung bildet denselben 4er-Ring wie *flavihookeri*, dazu einen zweiten aus den Chromosomen 5 · 6 + 7 · 8 und 5 · 8 + 7 · 6, und

3 freie Paare. Die Spaltung ist viel übersichtlicher als die der *flavi-hookeri*. Oehlkers hat wieder verfolgt, wie oft P und S sich voneinander trennen, und zwar im Pollen (1933, Tab. 12, 32). Er findet auf 883 Pflanzen 8 S p und 2 s P — also die Korrelate wieder recht verschieden häufig —, zusammen 1,13 % Austausch. S P und s p werden als crossover schwer zu erkennen sein, weil S P und s p auch in den Dubletten, rein nach dem Zufall, ausgetauscht werden.

k) S P-velans · s p-rubens = O. (Lamarckiana × s s-biennis) S s-velutirubata.

Die Kreuzung *O. biennis sulfurea* × S s-*velutirubata* brachte 50 s s-*biennis* (46 R, 4 r), 87 *albivelutina* (54 r, 33 R), davon 1 *sulfurea*, und 1 R-*rubens* · *velans* (1925/16). Der Befund war der erste, der zeigte, daß s distal von P liegt (R. 1933, S. 245).

l) S P-^{h}latifrons · s P-^{h}franciscana.

Von allen bisher behandelten S s-Kombinationen unterscheidet sich die von Emerson (1931, b. S. 387, 393) hergestellte Verbindung dadurch, daß die beiden die Allele S-s führenden Chromosomen nicht nur ein freies Paar bilden, sondern auch beide P enthalten. Das P von ^{h}*latifrons* vererbt die für die Mutante *rubricalyx* charakteristische, bis auf die Hypanthien übergreifende Rotfärbung des Kelches, P^{fr} färbt die Kelche schwach, die Klassenbildung scheint deswegen sicher. Das Allelenpaar D-d, das in Emersons Versuch mit im Spiel ist, kann unberücksichtigt bleiben. Dann sind die Zahlen bei der Rückkreuzung von S P^{rbr}-^{h}*latifrons* · s P^{fr}-^{h}*franciscana* mit s s-*franciscana:* 78 S P^{rbr}, 6 s P^{rbr}, 10 S P^{fr}, 89 s P^{fr}, zusammen 183 Pflanzen, darunter 16 crossovers oder 8,7 % Austausch. Denselben Wert hat Shull (1923 b, S. 162) in der F_2 einer Kreuzung gefunden, die nach Emerson (1931 b, S. 393) aus einer ähnlichen Quelle stammte, aber Shulls Zahlen scheinen uns weniger durchsichtig als die von Emerson. 8 % ist der weitaus höchste Wert, der für die Trennung zwischen S und P beobachtet ist (vgl. dazu Oehlkers 1933, S. 422). Es liegt nahe, den Umstand dafür verantwortlich zu machen, daß der Austausch sich zwischen zwei 3 · 4-Chromosomen vollzieht, die einander in der ganzen Struktur wohl sehr ähnlich, wenn nicht völlig kongruent sind. Die Erfahrung erinnert daran, daß für den Austausch von N—n bei vermutlich ähnlich konstituiertem Material der gleiche hohe Wert gefunden worden ist (vgl. oben S. 141).

Von ähnlicher Zusammensetzung dürfte auch eine Form gewesen sein, an der Shull (1923 b, S. 164) die Koppelung zwischen S und N

studierte. In der Kreuzung S N s n × s n s n traten auf: 57 S N, 4 s N, 4 S n, 22 s n. Es sind also 8 crossovers auf 87 Pflanzen, d. h. 9%. Welches Gen im einzelnen Fall ausgetauscht wird, läßt sich nicht erkennen, aber nach den übrigen Erfahrungen wird crossing-over von S—s einen wesentlichen Teil ausmachen. Die Frage, wie sich die beiden an entgegengesetzten Enden desselben Chromosoms liegenden Gene verhalten, verdient zweifellos geprüft zu werden, aber das zu verwendende Material müßte anders konstituiert sein als in den beiden Versuchsreihen von Shull.

m) S P von percurvans.

Der Pollenkomplex *percurvans* der *O. ammophila* und ihrer Varietät *germanica* bildet mit *velans* einen 14er-Ring, besitzt also das Chromosom 3·4 nicht.

p-albicans · P-percurvans = O. (biennis × ammophila) albipercurva.

Weder bei künstlich hergestellter noch bei spontan gefundener *albipercurva* wurde unter Hunderten diploider Pflanzen beobachtet, daß P-*albicans* oder p-*percurvans* gebildet würde. Am natürlichen Standort des Bastardes, bei Jüterbog und Luckenwalde, kommt aber eine p-*albipercurva* nicht selten vor, die sich von der gewöhnlichen nur durch das Fehlen der hier besonders auffälligen, selbst auf die Kelchblätter übergehenden dunkelroten Stengeltupfung unterscheidet.

In der Nachkommenschaft einer aus Wildsamen von P-*albipercurva* aufgezogenen 15-chromosomigen Mutante, die wegen des geschlängelten Stengels tris. *serpentina* genannt wurde (R. 1937, S. 196, Fig. 7; Herzog 1940, S. 415f.) trat nun nach Selbstbestäubung neben typischer *albipercurva* und neben mut. *serpentina* eine ungetupfte Pflanze auf, die zugleich durch *sulfurea*-Blüten sich von den Geschwistern unterschied. Der Faktor s stammt natürlich aus *albicans*, und da P gleichzeitig mit S ausgetauscht wird, erweist es sich, daß P^{prc} einem 3-Ende angehört und ein weiteres Glied der multiplen P-Reihe darstellt. Das andere Ende des betreffenden Chromosoms ist noch nicht bekannt.

Die wilde p-*albipercurva* haben wir nie mit schwefelgelben Blüten gesehen, aber ihre Konstitution wurde immer als s-*albicans* · S p-*percurvans* ermittelt. Aus der gewöhnlichen s p S P-*albipercurva* könnte die spontane p-Form nur durch doppeltes crossing-over auf einmal entstehen. Dagegen könnte aus der im Freien ausnahmsweise vorkommenden S p S P-*albipercurva* schon durch einfaches crossing-over der Komplex S p-*percurvans* hervorgehen, der mit s-*albicans* der O. *biennis* die s p S p-*albipercurva* liefern könnte.

Die p-*albipercurva sulfurea* ist weiterhin konstant geblieben und gleicht der gelben spontanen Form, von der Blütenfarbe abgesehen, vollständig.

In den Verbindungen mit *flavens* und *rubens* hat sich P nie von *percurvans* abgelöst.

n) S P von stringens.

Mit *O. strigosa* haben nur Oehlkers (1933, 1940) und seine Schülerinnen Japha (1939) und Harte (1942) eingehendere Versuche ausgeführt. Der Komplex *stringens* besitzt nicht das Chromosom 3 · 4, wie *velans*, *hHookeri* usw., sondern 2 · 3 (Oehlkers 1933, S. 416), in dessen 3-Ende die Gruppe S P untergebracht sein wird.

Bei der Verbindung s p-*albicans* · S P-*stringens*, die einen 12er-Ring und ein freies Paar bildet, findet Oehlkers (1933, S. 402ff.) im Pollen durchschnittlich etwa 1% Austausch zwischen P und S. Harte fand unter der Einwirkung wechselnder Außenbedingungen schwankende, meist um 0,5% liegende Werte, wobei aber die Abtrennung des Gens P vom tragenden Komplex mitgerechnet ist. Im einzelnen treffen auf 13 + 26 = 39 crossovers 9 + 14 = 23 solche, in denen nur S — s, und 4 + 12 = 16 andere, in denen P S — p s ausgetauscht sind. Austausch von P — p allein wurde auch hier nicht gefunden. (Vgl. S. 108ff. u. Tab. 14, 15.)

Bei *flavens* · *stringens* gehören s p und S P einem freien Paar (2 · 3) an, die Häufigkeit der Trennung zwischen S und P betrug im Pollen 0,28 und 0,25%, in den Eizellen 0,39% (Oehlkers 1933, S. 398, 418; 1940, S. 178). Da im Pollen nur s P erfaßt wird, in den Eizellen vermutlich auch S p, ist der zweite Wert wohl der zuverlässigere.

12. Austausch von Sp-sp.

In den Verbindungen von sp-*rubens* mit solchen Komplexen, die ebenfalls das Chromosom 5 · 6 besitzen, wird crossing-over von sp selten erkannt werden. Durch einen glücklichen Zufall ist in einem lange Zeit kultivierten Stamm von *flavirubata* der Komplex Sp-*rubens* ohne den Letalfaktor von *flavens*, also mit einem durch crossing-over erworbenen Sp, aufgefunden worden (R. 1941, S. 213).

In der Nachkommenschaft von *rubivelutina* wurde besonders sorgfältig nach sp-*velans* gesucht, aber ohne Erfolg. Von *rubiflexa* wurden mehrere hundert Individuen aufgezogen, ohne daß jemals nach Selbstbestäubung ein Stumpfkelch aufgetreten wäre.

13. Austausch von vet-Vet.

Daß das von ihm entdeckte *vetaurea*-(altgold-) Gen von S und auch von P unabhängig ist, hat Shull (1926) klargestellt. Die Daten, auf Grund deren Emerson u. Sturtevant (1932, S. 395) das Gen vet in das Chromosom 1 · 2 verlegen, sind überzeugend, aber etwas spärlich, deshalb soll ein Teil unserer eignen Erfahrungen kurz mitgeteilt werden.

Die Verbindung vet-*velans* · Vet-*flavens* aus *O. Lamarckiana vetaurea* × *suaveolens* lieferte bei Selbstbestäubung 34 P p gelb, 13 p p gelb, 18 P P altgold. Altgold ist hier also mit P gekoppelt und liegt somit in dem Dublett [1 · 2 + 3 · 4].

R r Vet vet-*Lamarckiana* aus der Kreuzung von R-*Lamarckiana* × *Lam. vetaurea* gab bei Selbstbestäubung 20 rotnervig gelb und 11 weißnervig altgold. Altgold ist also mit weißnervig gekoppelt und liegt somit im Chromosom 1 · 2. Dasselbe sagt die F_2 der Kreuzung O. (*biennis* × *Lam. vet.*) R-*rubivelutina*, die aus 12 R Vet und 5 r vet bestand.

Gelegentlich wird die Koppelung aber gebrochen, wie schon Emerson u. Sturtevant ermittelt haben. Die reziproke *velutirubata* aus O. vet-*Lamarckiana* × *biennis* brachte bei Selbstbestäubung unter 51 Pflanzen 36 R Vet, 14 r vet und 1 R **vet.** In der F_2 von *O.* (*Lam. vet.* × *atrovirens*) *velutiflexa* fanden sich 27 *velans* · Z-*velans*, davon 26 altgold, 1 gelb, und bei Rückkreuzung derselben *velutiflexa* mit *O. Lam. vet.* als Mutter entstanden 20 *Lamarckiana*, davon 19 *vetaurea*, 1 gelb = vet-*gaudens* · **Vet**-*velans*, und 2 Z-*amphivelutina* altgold. Auch in der *velutiflexa* wird das Dublett [1 · 2 + 3 · 4] gegen [1 · 4 + 3 · 2] ausgetauscht, wie in *velutiflava*.

Zählen wir die verschiedenen Verbindungen zusammen, mit Einschluß der weniger zuverlässigen, bei denen der Letalfaktor R im Spiel ist, so ergeben sich unter 214 Pflanzen 3 crossovers, also 1,4 % Austausch. Emerson u. Sturtevant hatten 1 crossover unter 36 Pflanzen gefunden.

Mit dem *vetaurea*-Gen ist nach Shull (1927) gekoppelt das Gen für *supplena* (gefüllte Blüten); der Austausch beträgt etwa 1 % (S. 23). Endlich gehört auch die Mutante *bullata* (bucklige Blätter) von Shull (1938) in dieselbe Koppelungsgruppe; die Häufigkeit der Trennung von altgold ist zu 0,87 % gefunden (1930, S. 108). Ob sup und bul im gleichen Chromosomenende liegen wie vet, ist noch nicht sicher.

VI. Die Regeln des crossing-over.

Schon in den spontanen Sippen werden durch crossing-over zwischen den Komplexen ausgetauscht: s in *O. biennis* und in *O. suaveolens*, n in *O. biennis* und in *O. Lamarckiana*, P in *O. Lamarckiana*, der Letalfaktor let von *flavens* in *O. suaveolens*.

Häufiger als in den Spontansippen tritt der Austausch dieser vier Gene in manchen Bastarden auf.

Zwischen allen geprüften Komplexen werden in den Bastarden, wie seit langem bekannt, die Blütengröße-Gene der vielgliedrigen Co-

Reihe ausgetauscht, und zwar frei oder fast frei, auch wenn die betreffenden Bastarde kein freies Chromosomenpaar und keinen kleinen Ring bilden. Ähnlich wie Co verhält sich br.

Gene, die in den spontanen Sippen nicht ausgetauscht werden, können in Bastarden, allerdings selten, crossing-over eingehen; so Cu, Fl, M, P^{prc}, P^{rig}, pil, R, Sp.

Völlig konstant haben sich von den spontanen Arten erwiesen: *O. ammophila*, *atrovirens*, *muricata*, *Bauri*, *parviflora*, *rubricaulis*, *silesiaca*, während von den drei erstgenannten Species Bastarde bekannt sind, in denen charakteristische Gene — Cu, Fl, M, P^{prc}, P^{rig} — crossing-over zeigten.

Die Austauschwerte betragen, von Co und br abgesehen, selten mehr als einige Prozent, höchstens etwa 10%, oft nur einige Promille. Die Koppelungen sind also meist sehr streng.

Die beobachteten crossovers sind mitunter im Pollen beträchtlich seltener als in den Eizellen, im Extrem können sie im Pollen ganz fehlen. Ob die betreffenden Gonenklassen im Pollen wirklich seltener oder gar nicht gebildet, oder aber erst nachträglich teilweise oder ganz eliminiert werden, ist nicht sicher zu entscheiden[1]). Vgl. die Verbindungen von *albicans* mit ^{h}*franciscana*, ^{h}*Hookeri*, *velans* unter den Genen P und S (S. 151, 155, 162, 165).

Hohe Austauschwerte, die in den ersten Generationen einer Kreuzung auftreten, können in den späteren Generationen weit vermindert sein.

Für ein und dasselbe Allelenpaar ist die Austauschhäufigkeit verschieden, je nach den Partnern, die einander gegenübergestellt werden.

Diese Erfahrungen sind im folgenden eingehender zu erörtern, im Zusammenhang mit anderen Überlegungen über die Heterozygotie der Oenotheren.

Ausnahmsweise mag z. B. n-*velans* aus N-*velans* durch Mutation statt durch crossing-over entstehen. Aber wenn solche Mutationen häufiger vorkämen, hätten wohl auch entsprechende Knospenmutationen beobachtet werden müssen, besonders bei zwei- und dreijährigen Pflanzen, und derartige Erfahrungen fehlen ganz.

---

1) Für *Matthiola incana* weist Kappert (1940, S. 282ff.) nach, daß die Häufigkeit des Austausches zwischen den Genen S und W in der Makrosporogenesis höher ist als in der Entstehung der Mikrosporen, 3,3 gegen 1,8% beträgt, und daß der Austausch zwischen S und Def umgekehrt im Pollen 1½ mal höher ist als in den Eizellen. Daß Eliminationswirkungen hier nicht im Spiel sind, ist wahrscheinlich gemacht.

VII. Inkonstanz der Austauschwerte im Ablauf der Generationsfolge.

Oehlkers (1938, 1940) und seine Schüler, besonders Harte (1942) haben die Häufigkeit des crossing-over bei *Oenothera* durch Variierung der Außenbedingungen in gewissen Grenzen verändern können. Bei Trockenkultur geht der Austausch gewöhnlich schwerer vonstatten als bei Feuchtkultur, bei starken Temperaturschwankungen schwerer als bei gleichmäßig günstiger Temperatur; nur in vereinzelten Fällen hat Harte allerdings eine entgegengesetzte Veränderung beobachtet (S. 130ff.).

In unseren eigenen Kulturen wurde den Freilandpflanzen immer optimale Feuchtigkeit geboten, wenn nötig mit Hilfe einer Regenanlage, die wir der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft verdanken. Auf Außeneinflüsse zurückzuführende Schwankungen der crossing-over-Werte sind somit in nennenswertem Maße nicht zu erwarten. Dagegen scheint es, daß frisch hergestellte Heterozygoten mehr zu crossing-over neigen als länger fortgezüchtete Stämme.

Besonders auffällig ist der schon geschilderte Fall einer aus *O. [(atrovirens × Lamarckiana) pictilaeta × atrov.] pictiflexa × biennis* gewonnenen *pictirubata*, die zufällig *Lamarckiana*-Plastiden erhalten hatte. Während sonst bei *pictirubata* nie die Abspaltung von Zwergen beobachtet wurde, trat hier *nanella* auf, und zwar zuerst erstaunlich häufig, aber nur in F_2 und F_3; von F_4 an hörte die Spaltung trotz fragloser Heterozygotie in N—n ganz auf. Die Tabelle gibt die Zahlen.

	F_2	F_3	F_4	F_5	F_6
Gesamtzahl	49	221	93	19	34
nanella	2(?)	30	0	0	0

Ob in der F_2 nicht mehr als zwei Zwerge da waren, ist nicht sicher. Daran, daß es sich um *nanella* handelt, wurde zunächst nicht gezweifelt; die Nachkommen zweier Zwerge der F_3, 42 und 20 an der Zahl (R. 1937, S. 117, Nr. 977b und c) schienen typische *nanella*. Auch daß die Konfiguration unverändert war (10, 4), ist festgestellt. Aber daß die strenge Prüfung auf das Vorkommen von n in *pingens* durch Kreuzung mit *O. Lamarckiana nanella* nicht ausgeführt wurde, ist ein Mangel.

Ein ähnliches Verhalten der N—n-Spaltung scheint nun gar nicht selten. In der F_2 einer aus *O. (albivelutina × suaveolens)* P-*albiflava* × *biennis* hergestellten P R-*biennis* = P-*albicans* · R-*rubens* fanden sich 6 *nanella* unter 47 Pflanzen, in F_3 7 unter 76, in F_4 8 unter 54, im ganzen 21 *nanella* unter 185 Pflanzen, also etwa 11%. Leider wurde

von diesem Stamm nur die *nanella* noch einige Jahre weiter kultiviert, aber nach allen übrigen Erfahrungen ist kaum ein Zweifel, daß das crossing-over in solcher Häufigkeit nicht auf die Dauer weiter bestanden hätte.

Dieselbe P-*albiflava* wurde mit dem Pollen der *O. Lamarckiana* P P-*nanella* bestäubt, die so gewonnene P P-*albivelutina* brachte bei Selbstbestäubung 4 *nanella* unter 67 Pflanzen, in der nächsten Generation, F_3, war unter 56 Pflanzen keine *nanella*.

Bei einer aus *rubipercurva* × Lor-*albiflexa* gewonnenen Lor-*rubiflexa* war in der F_2 kein Abweicher, in der F_3 waren 5 *nanella* unter 76 Individuen, in F_4 nur noch eine *nanella* unter 96 Pflanzen.

Bei einer aus *rubirigida* × *ammophila* entstandenen *rubipercurva* wurde in 7 Generationen unter 362 Pflanzen keine *nanella* protokolliert. Als die Verbindung aus *rubiflexa* × *ammophila* neu hergestellt war, traten in der F_2 unter 34 Individuen 2 Zwerge auf, von denen der eine geprüft und konstant gefunden wurde.

Durch die Rückkreuzung *O. (bien.* × *Lam.) albilaeta* F_1 × *Lamarckiana* wurde eine großblütige *albivelutina* gewonnen, in deren F_2 auf 47 Pflanzen „5 schwache unverzweigte" registriert wurden; wie sich später herausstellte, hatte die *albivelutina* aus hoher *O. Lamarckiana* zufällig n-*velans* erhalten, die 5 schwachen Individuen können also *nanella* gewesen sein. Weiterhin wurde bis zu F_{10} mit Ausnahme eines *nanella*-ähnlichen Individuums unter 178 Pflanzen kein Zwerg gefunden. — Eine F_3-Pflanze dieses Stammes wurde mit R-*Lamarckiana* als Vater rückgekreuzt. Dabei entstand u. a. eine großblütige P P-*albivelutina*, die bei Selbstbestäubung 9 typische *nanella* unter 74 Pflanzen brachte; in der nächsten Generation kam noch ein Zwerg unter 18 Pflanzen.

Der Austausch Pil-pil zwischen *albicans* und *velans* wurde in der F_2 einer kleinblütigen *albivelutina* in zwei Individuen unter 101 gefunden, also zu 2 %. In den folgenden 6 Generationen trat wohl gelegentlich P-*albicans* auf, unter im ganzen 160 Pflanzen, aber nie wieder pil-*velans*.

Die Abspaltung von m m und M M aus M-*albilaeta* wurde in F_2, F_3 und F_4 beobachtet, weitere Generationen wurden leider nicht aufgezogen.

In den Protokollen von Davis ist eine Abnahme der Häufigkeit des crossing-over ebenfalls zu finden. Unklar ist das Verhalten der „*O. neo-Lamarckiana*" = *O. (franciscana* × *biennis) franciscorubata* späterer Generationen (Davis 1924). Erstens ist *nanella* erst von F_5 an beobachtet, und außerdem sind neben den *nanella*-Zwergen

vom *rubata*-Typus noch „dwarfs" vom *franciscana*-Typus beschrieben. Wäre hier ^{h}*franciscana* schon nach d mutiert, so müßten die dwarfs als ^{h}*franciscana*-Homozygoten noch viel häufiger sein; wären die dwarfs mit *nanella* identisch, so dürften sie nicht häufiger sein als die *nanella*. Vielleicht sind die dwarfs, wenigstens teilweise, nur phänisch modifizierte Krüppel. Die Tabelle gibt eine Übersicht.

	F_5	F_6	(F_7)	F_8	F_9	F_{10}
rubata	217	143		122	167	126
davon nanella	6	20		1	0	2
franciscana	496	411		218	253	198
davon „dwarf"	53	78		23	11	13

Wichtiger sind Davis' Angaben über albifranciscana (1937). Nach Tab. 7, S. 115f., hat der Typus E, s p D-*albicans* · S P d-^{h}*franciscana*, unmittelbar nach seiner Herstellung aus $F \times (A \times F)$ reichlich crossovers von dreierlei Konstitutionen, von Generation zu Generation nimmt die Konstanz aber zu, von F_5 an sind keine crossovers mehr beobachtet. Die Tabelle gibt die Übersicht der gefundenen crossovers; die Zahl von s-^{h}*franciscana* ist verdoppelt, weil „sulfur dwarf red" nur entsteht, wenn s-crossover-Eizellen mit ebensolchen Pollenzellen zusammentreffen, und in Wirklichkeit werden es deshalb in F_2 noch mehr crossovers gewesen sein.

	P S-albicans	d-albicans	s-^{h}franc.	n	crossovers	%
F_2, 1926 ...	4	1	5×2	182	15	8,3
F_3, 1927 ...	3	10	0	313	13	4,1
F_4, 1928 ...	1	0	0	347	1	0,3
F_5, 1929 ...	0	0	0	334	0	0
F_6, 1930 ...	0	0	0	66	0	0

Auffällig ist die Häufigkeit der d-*albicans*-Eizellen in der F_3. Und hier ist darauf aufmerksam zu machen, daß auch in unseren eigenen Kulturen einige Male in der F_2 weniger crossovers protokolliert wurden als in F_3. Aber ob hier mehr als Zufall vorliegt, ist doch sehr zweifelhaft.

In den Versuchen von Davis mit *albifranciscana* ist die Stabilisierung der Heterozygotie auch in bezug auf die Bindung von P an ^{h}*franciscana* sehr ausgesprochen. Die eignen Experimente mit *albivelutina* lassen dagegen eine Abnahme des P—p-Austauschs nicht erkennen. Das crossing-over ist von Anfang an selten, und bei pil-*albivelutina* z. B. erschien eine P P-Pflanze unter nur 11 Individuen noch in F_8. Leider nimmt die Fruchtbarkeit der *albivelutina* bei Selbstbestäubung in allen Stämmen im Lauf einiger Generationen stark ab, obwohl sich Ei- wie Pollenzellen in Kreuzungen durchaus tauglich erweisen. Ob die geringe Keimkraft nach Selbstbefruchtung auf erhöhter Sterblichkeit der *albicans* · *velans*-Zygoten oder auf Vermehrung der *velans*-Homozygoten beruht, ist noch nicht klar.

Auch die ganz seltenen Fälle von crossing-over einwärts von den locis Fl und Cu wurden an der Nachkommenschaft von Bastarden erster und zweiter Generation beobachtet. Fl P-*eflectens* fand sich in

der Kreuzung *O. (flavivelutina* × *atrovirens)* P - *flaviflexa* F_1 × *biennis* (vgl. oben S. 138), fl-*velflectens* in der Rückkreuzung *O. (Lamarckiana* × *atrovirens)* F_2 × *Lamarckiana*, Cu-^{h}*Hookeri* in der Rückkreuzung *O. (curvirubata* × *Hookeri) curvihookeri* F_1 × *Hookeri*.

Es kann somit als Erfahrungssatz gelten: Crossovers werden von frühen Bastardgenerationen in der Regel in größerer Zahl abgespalten als von späteren. Und das bedeutet vermutlich, daß die betreffenden Loci in frischen Bastarden von den Vorgängen des crossing-over häufiger erfaßt werden als in älteren. Wenn schon in wenigen Generationen eine solche Stabilisierung der Faktorenheterozygotie sich vollzieht, ist es nicht verwunderlich, daß die seit Hunderten von Generationen bestehenden komplexheterozygotischen Wildformen auch in bezug auf die Einzelfaktoren so außerordentlich stabil erscheinen; auf diesen Unterschied, der zwischen spontanen Formen und Bastarden in der Häufigkeit des crossing-over besteht, hat Japha (S. 365) schon hingewiesen. Der bei den Wildformen beobachtete Prozentsatz an crossovers in bezug auf die Allele s, P, n wäre dann als der für die betreffenden Sippen konstante Endwert des Austauschs zu verstehen.

Es ist noch zu fragen, ob die Lockerung und Wiederfestigung der Koppelungen nach Kreuzung, also bei der Entstehung neuer Komplexverbindungen, irgendwie vorteilhaft sein könnte. Vermehrtes crossing-over bedeutet eine Erhöhung der Variabilität mit all ihren Folgen für die Evolution der Gattung. Und die Beschränkung des Austauschs, die nach einer kurz dauernden Periode des „Probierens" einsetzte, würde die alte Stabilität der bewährten Heterozygotenstruktur wiederherstellen. — Über die Mechanik der Stabilisierung ist noch nichts auszusagen, was auf Erfahrung gegründet wäre (doch vgl. unten).

VIII. Genetisches crossing-over und cytologische Erfahrungen.

Sämtliche Komplexpaare sämtlicher durch Bastardierung geprüften Wildformen von *Oenothera-Onagra* zeigen in der Diakinese regelmäßige Chromosomenbindungen. Alle Komplexe der Artengruppe besitzen also homologe Chromosomenenden in wechselnden Kombinationen. Zwar homolog und (fast?) frei austauschbar, aber in seinem Genbestand nicht identisch ist in allen geprüften Komplexen das noch unbezifferte Ende, daß jeweils den Co-Faktor für Blütengröße trägt; wenn br *(brevistylis)* mit co gekoppelt ist, gehört br—Br demselben ausgezeichneten Chromosomenstück an.

Die Endbindungen der Diakinesechromosomen von *Oenothera* werden, wie DARLINGTON (1931, S. 411) zuerst gesehen hat, durch sehr zarte Doppelfäden vermittelt. Diese Doppelnatur gilt als Beweis dafür, daß die Endbindungen die Überbleibsel terminalisierter Chiasmen sind, und MARQUARDT (1937) wie JAPHA haben im Diplotän Chiasmen — in verhältnismäßig geringer Zahl und nur an den euchromatischen Endstücken — beobachten können, ähnlich wie schon früher CATCHESIDE (1931). Nach DARLINGTONS Theorie gehen die Chiasmen auf crossing-over zurück, und somit müßte zwischen allen Chromosomen, die endweise verbunden sind, crossing-over stattgefunden haben. OEHLKERS und seine Schüler haben für *Oenothera* und andere Objekte zeigen können, daß durch die Außenbedingungen während der meiotischen Frühstadien die Häufigkeit des crossing-over in bezug auf wohlverfolgbare Gene im gleichen Sinn verschoben wird wie die Zahl der Endbindungen. Damit scheint DARLINGTONS Theorie gerade für *Oenothera* experimentell gestützt.

Eine notwendige Konsequenz aus der theoretischen Deutung der empirischen Befunde wäre dann der Schluß, daß alle geprüften *Onagra*-Arten in 13 Chromosomenenden so weit identischen Genbestand haben, wie die Enden von der Chiasmenbildung regelmäßig erfaßt werden. Eine Ausnahme bildete nur das vierzehnte Ende, das Co und Br beherbergt. Wäre Br von Co unabhängig, so wäre schon ein zweites Ende bekannt, von dem wir durch Verbindung einer beliebigen normalen mit einer brevistylen Form nachweisen können, daß beliebige Komplexe hier miteinander crossing-over ausführen, während ein phänischer Erfolg nicht merkbar wird, falls br nicht heterozygot vorhanden ist. Es wird jetzt deutlich, daß die Klarstellung des Verhältnisses zwischen Co und br nicht unwichtig ist.

Was an Genen in den Enden 3 und 4 distal von P bzw. von n liegt, scheint allen Komplexen gemeinsam zu sein, wenn wir von S—s absehen. Denn wenn der Austausch die genannten Loci nicht erreicht, wird — abgesehen von S—s — überhaupt kein crossing-over merkbar. Und daß gerade in frischen Bastarden in den äußersten Stücken dieser Segmente regelmäßig crossing-over statthat, ist doch recht wahrscheinlich. So würden wir immer bestimmter zu der Vorstellung geführt, daß die geprüften Onagren eine ausgedehnte Paarungsgemeinschaft bilden mit einem Genbestand, dessen gemeinsame Elemente besonders in den homologen, sich unter Chiasmenbildung eng paarenden Chromosomenenden zusammengedrängt sind. Diese Annahme, daß die homologen Enden der Chromosomen in der ganzen *Onagra*-Gruppe nicht differenziert seien, hat DARLINGTON schon 1931 (S. 430) ausgesprochen.

In der Anaphase I der Meiose sind bei verschiedenen Oenotheren Bilder beobachtet worden, die einzelne Chromosomenpaare im Äquator noch zusammenhängend zeigen, wenn die übrigen Glieder der Zickzackketten sich schon getrennt haben. In der frühen Anaphase sind solche Enden durch einen kurzen „Querarm" (Håkansson 1930, S. 14f.) verbunden, dessen Hälften nicht auf genau gleicher Höhe zu stehen pflegen. Später hängen die Enden der jetzt in Chromatiden aufgespaltenen Chromosomen durch verhältnismäßig derbe Fäden zusammen, und die endgültige Trennung der beiden Chromatidenpaare findet nicht immer gleichzeitig statt. Daß es sich dabei um solche Chromosomenenden handelt, die in der Metaphase interstitielle, nicht terminalisierte Chiasmen aufweisen, hat besonders Darlington (1931, S. 415ff.) ausgeführt. Die höchste Zahl von derart zusammenklebenden Paaren haben wir zu drei gefunden; dieselbe Zahl bildet auch Gates (1928, S. 34) ab, der die Bildungen übrigens nicht richtig zu deuten scheint. Besonders häufig scheinen diese Störungen bei 15-chromosomigen Formen vorzukommen, bei denen der Austausch zum mindesten für gewisse Gene gesteigert ist (R. 1940, S. 290; Herzog, S. 430); auch Gates und Håkansson sind bei Trisomischen auf die fraglichen Abweichungen von der Norm gestoßen. Die Vermutung, daß solche Anomalien mit Vorgängen von seltenerem, tiefer nach innen greifendem crossing-over etwas zu tun haben, läßt sich nicht ohne weiteres von der Hand weisen, und es sollte versucht werden, das genetische Korrelat zu diesen cytologischen Erscheinungen zu finden. Freilich könnten die betreffenden Keimzellen auch gestört sein und ausfallen. — Über Darlingtons „Achterfigur" kann ich noch nicht berichten.

Vor den experimentellen crossing-over-Studien von Oehlkers und seiner Schule haben wir den Gedanken verfolgt, daß nicht die normalen Endbindungen, sondern eher die noch in der Metaphase sichtbaren Chiasmen mit dem crossing-over etwas zu tun hätten; Identität der homologen Enden in sämtlichen Komplexen ist ja zunächst nicht sehr wahrscheinlich. Zweifel an den betreffenden Teilstücken der Darlingtonschen Theorie der Meiose sind wiederholt ausgesprochen worden, z. B. von Matsuura und von Singh, und nach einem Referat von Geitler (1942) scheint Darlington selber (1940) geneigt, die Hypothese von der Terminalisation der Chiasmen aufzugeben. Das Urteil darüber, ob wir die cytologischen Grundlagen des crossing-over bei den Oenotheren wirklich kennen, wird also noch aufgeschoben werden müssen. Der Auffindung der günstigsten Objekte gilt die vorausgegangene Übersicht (Abschn. V) zu einem wesentlichen Teil.

Die Vorstellung Darlingtons, daß die Chromosomen der komplexheterozygotischen Oenotheren ein mittleres, in der Nähe der Spindelansatzstelle befindliches, dem Austausch unzugängliches „Differentialsegment" besitzen, wird durch alle Erfahrung bestätigt. Bei *O. biennis* sind es die Gene R, sp, pil, Mac, die nie zwischen den Komplexen ausgetauscht werden; bei *O. muricata* M, P, Cu, wenn vorhanden R; bei *O. suaveolens* pil, def, B, Mac; bei *O. ammophila* P, Perc; bei *O. atrovirens* M, Fl, lor, der mit R nicht identische Rotnervfaktor; bei *O. parviflora* M, R, Subc; bei *O. Lamarckiana* Mac, dazu Gene für Blattgestalt, Knospenform, Behaarung, die noch nicht haben isoliert werden können, ebenso wie bei sämtlichen anderen Arten solche für den Habitus wesent-

lichen Faktoren noch nicht einmal in freiem Austausch mit Hilfe geeigneter Kreuzungen erfaßt sind, von der genaueren Lokalisierung ganz zu schweigen.

Noch in den kongruenten (?) Endstücken, aber an der Grenze gegen die differentiellen Segmente, so daß sie nur selten durch ein Chiasma berührt werden, liegen wohl die Gene, die in den Wildformen gelegentlich zwischen den Komplexen ausgewechselt werden: s, n bei *O. biennis;* s, let bei *O. suaveolens;* P, n bei *O. Lamarckiana.*

Haselwarter (1937, S. 292) hat ermittelt, daß die Bastarde zwischen *O. franciscana* und *O. Hookeri* in der Diakinese weniger gelöste Endbindungen zeigen als die reinen Arten. Das bedeutet nach herrschender Auffassung, daß bei den Bastarden die Zahl der Chiasmen höher ist als bei den Arten, und damit könnte das cytologische Korrelat zu unserer Erfahrung von der Erhöhung des Austauschs nach Bastardierung gefunden sein. Wichtig wäre allerdings noch, zu erfahren, ob die Chiasmenbildung in den Bastarden weiter nach innen reicht als bei den Ausgangssippen. Zu bedenken ist außerdem, daß die von Haselwarter verwendeten Arten homozygotisch sind. Oehlkers (1939/40, S. 283 f.) hat bei diesen Bastarden ausgesprochene Heterosis festgestellt, die in vermehrter Fruchterzeugung und in gesteigertem Restitutionsvermögen zum Ausdruck kommt, und er sieht auch in der Erhöhung der Chiasmenzahl eine Wirkung der Heterosis.

Das Vorkommen von Heterochromatin in den Mittelstücken der *Oenothera*chromosomen hat zuerst Lorbeer (1939, S. 768) in Beziehung zu den differentiellen Segmenten gebracht, und die eigens darauf gerichteten Untersuchungen von Marquardt (1937; vgl. auch Oehlkers 1937) und von Japha haben ergeben, daß Chiasmen so gut wie ausschließlich in den euchromatischen Bezirken auftreten. Wie Straub (1940) an *Rhoeo* zeigen konnte, müssen aber von der Chiasmenbildung ausgeschlossene Abschnitte nicht heterochromatisch sein; jedenfalls genügt es schon, wenn die Partnersegmente strukturell nicht kongruieren. Und auch bei *Oenothera*, nämlich bei verschiedenen Verbindungen von *flavens* aus *O. suaveolens* mit gewissen Komplexen anderer Arten — also nicht bei einer spontanen Form — haben Marquardt wie Japha ausgeprägt heteromorphe Chromosomenpaare beobachtet, in denen grobe morphologische Inkongruenz euchromatischer, an den Enden sich paarender Abschnitte schon in ihrer verschiedenen Länge zum Ausdruck kam. Umgekehrt können heterochromatische Bezirke, die sich paaren, aber keine Chiasmen eingehen, miteinander nicht nur kongruent, sondern sogar identisch sein, denn auch die homozygotischen Arten wie *O. Hookeri*

haben heterochromatische Mittelstücke (Lorbeer, Marquardt). Die genetischen Erfahrungen über die absolute Bindung wesentlicher Merkmale an die angestammten Komplexe sind also wichtigere Beweisstücke für die Existenz differentieller Segmente als die cytologischen Beobachtungen, wenn diese auch im besten Einklang mit den experimentellen Daten stehen. — Falls die Ausdehnung der heterochromatischen Abschnitte irgendwie variabel wäre, könnte man daran denken, daß anfängliche Zunahme und anschließender Rückgang der Austauschhäufigkeit bei Bastarden auf Längenänderungen der heterochromatischen Zonen beruht. An empirischen Befunden kann bis jetzt nur die Angabe von Japha (S. 327 f.) angezogen werden, derzufolge die Unterscheidung von Eu- und Heterochromatin im Pachytän der *stringens*-Kombinationen fast nicht möglich ist. Über inerte Beschaffenheit der heterochromatischen Bezirke ist bei *Oenothera* nichts bekannt.

Ob sich außer regelmäßig austauschenden und differentiellen Chromosomenabschnitten noch andere erfassen lassen, die wegen ihres besonderen genetischen Verhaltens eine besondere Benennung — Darlingtons „interstitielle Segmente" — verdienen und fordern, wage ich auch heute noch nicht zu beurteilen. Straub (1941) hat den Begriff des interstitiellen Segments bewußtermaßen anders definiert als Darlington, nämlich als Übergangszone zwischen einem differentiellen und einem häufig austauschenden Abschnitt; daß solche Bezirke gelegentlich sich andeuten, ist oben erwähnt.

IX. Die Veränderlichkeit der Koppelungsstärke.

Wie es kommt, daß in einem Bastard ein Gen verhältnismäßig oft crossing-over zeigt, während es in der reinen Wildsippe streng gebunden erscheint, hat Darlington (1931, S. 344ff.; 1936, S. 345) angedeutet, und Straub (1941, S. 74) hat den Gedanken aufgenommen, während Marquardt (1937, S. 206) auf Grund seiner cytologischen Befunde sich dagegen ausgesprochen hatte. In der *O. Lamarckiana* z. B. wird P—p zwischen *velans* und *gaudens* sehr selten ausgetauscht, viel öfter findet der Tausch in dem Bastard *O. (biennis × Lamarckiana) albivelutina* zwischen *velans* und *albicans* statt, auch in späteren Generationen. Das läßt sich ohne Zwang durch die Annahme erklären, daß die kongruenten Stücke am 3-Ende für *velans* und *albicans* größere Ausdehnung haben als für *velans* und *gaudens*. Auf dasselbe Prinzip sind dann natürlich die Unterschiede zurückzuführen, die zwischen verschiedenen Bastardverbindungen inbezug auf die Häufigkeit bestimmter Austauschvorgänge bestehen.

Hier ist das umfangreiche experimentelle Material von Oehlkers (1940, S. 178, Tab. 8) genauer zu analysieren. Er findet für den Austausch zwischen S und P folgende Werte in Prozenten:

p S-excellens · P s-^{h}Hookeri: ♂ 0,36, ♀ 0,35;
p S-gaudens · P s-^{h}Hookeri: ♂ 2,44, ♀ 2,14;
p s-flavens · P S-stringens: ♂ 0,28, 0,25, ♀ 0,39;
p s-flavens · P S-^{h}Hookeri: ♂ 1,82, 0,34, ♀ 3,06;
p s-^{s}albicans · P S-^{h}Hookeri: ♂ 0,65, 0,44, ♀ 4,24;
p S-flavens · P s-^{h}Hookeri: ♂ 0,0, ♀ 0,61;
p S-^{b}albicans · P s-^{h}Hookeri: ♂ 0,0.

Streng vergleichbar sind vor allem die beiden ersten Verbindungen, von ^{h}*Hookeri* mit *excellens* und mit *gaudens:* Pollen und Eizellen geben je gleiche Werte, und die Höhe dieses Wertes läßt erkennen, daß das 3-Ende in *gaudens* mit dem in ^{h}*Hookeri* größere Verwandtschaft hat als das in *excellens*, obwohl das 3 P · 4-Chromosom in der *excelsa* einem Bivalent, in der *laeta* einem 10er-Ring zugehört. Die Unabhängigkeit des Austauschs von der Lage in einem freien Paar oder in einem Ring ist eines der wesentlichsten Ergebnisse der ersten Oehlkers-schen Arbeit über das crossing-over bei *Oenothera.*

Ebensowohl vergleichbar sind weiter die Verbindungen von p s-*flavens* mit *stringens* und mit P S-^{h}*Hookeri*, sowie p s-*albicans* · P S-^{h}*Hookeri*, doch nur was die Eizellen betrifft; in dem maßgebenden Bezirk des Genoms dürften *flavens* und ^{h}*Hookeri* einander in der Struktur mehr ähneln als *flavens* und *stringens*, und am ähnlichsten wären *albicans* und ^{h}*Hookeri.* Wieder ist der Austausch gerade dort am niedrigsten, wo das 3-Ende mit P und S in einem freien Paar liegt, in der *flavistricta.*

Am überraschendsten sind die Werte bei den beiden Verbindungen, in denen s als Bestandteil von ^{h}*Hookeri* und S als Element von *flavens* bzw. von *albicans* in die Kreuzung eingingen. Der Austausch ist hier nämlich viel niedriger als bei den reziproken Kombinationen; zu vergleichen sind ja 3,06 und 0,61, 0,34 und 0,0, 0,55 und 0,0; zu 4,24 fehlt leider das Korrelat. Wenn wir aber überlegen, was die „reziproken" Kombinationen bedeuten, wird der Befund erklärlich gerade unter der Voraussetzung, daß bestimmte Chromosomenbezirke zu einander bestimmte Austauschbeziehungen haben. Das s in *flavens* der *O. suaveolens sulfurea* stammt aus s-*albicans*, und wenn der Austausch zwischen s-*albicans* und S-^{h}*Hookeri* in den Eizellen 4,24 % beträgt, kann er ähnlich hoch sein, 3,06 % betragen, falls das betreffende Chromosomenstück Bestandteil von *flavens* statt von *albicans* ist. Auch das s von ^{h}*Hookeri* leitet sich von s-*albicans* her; wenn dem s-^{h}*Hookeri* S-

flavens gegenübergestellt wird, ist es nicht viel anders als wenn in der gewöhnlichen *O. suaveolens* s-*albicans* und S-*flavens* Partner sind, und daß diese selten s-S auswechseln, wissen wir. Im letzten Fall steht S-*albicans* der *O. biennis* München gegen das in ^{h}*Hookeri* eingegliederte s der *O. suaveolens sulfurea;* wenn sich diese Verbindung anders verhält als die „reziproke", in Wirklichkeit s-*albicans* aus *O. suaveolens* und normales S-^{h}*Hookeri* enthaltende Kombination, ist das wieder nicht zu verwundern.

Das Verhalten von s-*albicans* und s-*flavens* in der Verbindung mit S-*stringens* bestätigt die vermutete Regel ebenfalls, wenn hier auch keine reziproken Kombinationen zur Verfügung stehen. Das s von s-*flavens* in den Versuchen von Oehlkers (oben Nr. 3) leitet sich wieder aus s-*albicans* her, und in p s-*albicans* · P S-*stringens* findet Harte (Tab. 15) unter 2750 Pflanzen 14 Austauschindividuen oder 0,51 % crossing-over, also einen ähnlichen Wert wie Oehlkers.

So weit sind die Befunde von Oehlkers unter einem einheitlichen Gesichtspunkt also wohl zu verstehen: die Austauschhäufigkeit ist ceteris paribus Funktion des Strukturverhältnisses zwischen den beteiligten Chromosomenabschnitten. Daß außerdem noch Einflüsse des ganzen Genoms, ja auch des Plastidoms wirksam werden können, ist nicht unwahrscheinlich. Wenn schon die Außenbedingungen die von der Stabilität der Chromosomen abhängige Häufigkeit des crossing-over mitbestimmen, müssen erst recht alle Elemente des Idioplasma auf dem Weg über das ganze Zellgeschehen an der Kontrolle der meiotischen Vorgänge Teil haben. Für die Plastiden haben das Oehlkers und seine Schule, und ebenso Schwemmle, bereits gezeigt. Unter den eigenen Erfahrungen ist hier der Fall der *pictirubata* anzuziehen, die als primärer Bastard aus *O. atrovirens* × *biennis* hergestellt nie Zwerge abgespalten hat, wohl aber als sie auf einem Umweg entstanden und mit Plastiden von *O. Lamarckiana* ausgestattet war.

Wenn es sich bestätigt, daß allgemein in frischen Bastarden das crossing-over häufiger ist als in solchen späterer Generationen, muß dem bei quantitativen Untersuchungen über den Austausch Rechnung getragen werden. Für Vergleiche zu brauchen wären nur einerseits der Anfangs- und andererseits der stabile, minimale Endwert. In den Versuchen von Oehlkers handelt es sich immer um Anfangswerte der F_1, wie der Autor mir brieflich bestätigt hat.

X. Die Austauschbarkeit der Co-Faktoren.

Wenn gerade die Co-Faktoren so weit endwärts liegen, daß sie frei austauschbar sind, ist das schwerlich ein Zufall. Die Co-Faktoren

beeinflussen nicht nur die Blütengröße, wie es auch andere Gene tun, sondern sie entscheiden zugleich über die Griffellänge und damit über die Art der Bestäubung: bei kurzem Griffel findet in der Knospe Selbstbestäubung statt — was freilich Fremdbestäubung nicht ganz ausschließt, wie besonders das nicht seltene Vorkommen von Bastarden in der Natur zeigt (vgl. R. 1937, S. 195 ff.) —, bei langem Griffel wird Fremdbestäubung die Regel sein. Ein Bastard zwischen einer kurz- und einer langgriffligen Sippe ist zunächst immer kurzgrifflig, somit autogam. Die Eigentümlichkeit der Co-Faktoren bringt es aber mit sich, daß in der Nachkommenschaft eines solchen sich selbst befruchtenden Bastards alle entstehenden genischen Kombinationen als Selbst- und als Fremdbefruchter auftreten, die nun beide auf ihre Erhaltungsfähigkeit durchprobiert werden können. — Selbststerilität ist nur bei der ausdauernden, zwischen *Onagra* und *Eu-Oenothera* stehenden *O. organensis* bekannt (Emerson 1938 u. später).

Die langgrifflige *O. Lamarckiana* stammt vermutlich aus der Kreuzung der kurzgriffligen *O. biennis* mit einer langgriffligen *Hookeri*-ähnlichen Art. Der *rubens*-Komplex der *O. biennis* ist zu *gaudens* geworden durch Übernahme der Faktoren für große Blüte und langen Griffel, für farblose Nerven und für spitzen Kelch.

Für den Erwerb von Sp anstelle von sp müßte das crossing-over in dem betreffenden Chromosomenschenkel so weit nach innen gegriffen haben, wie es wohl nur bei frischen Bastarden öfter geschieht, falls der ursprüngliche Komplex, der *provelans* heißen mag, schon die Chromosomen $5 \cdot 8 + 6 \cdot 7$ besaß wie das jetzige *velans*. Er kann aber ebensogut $5 \cdot 6 + 7 \cdot 8$ besessen haben, und dann hätte 5 Sp 6 leicht an die Stelle des homozygotisch recht ungünstigen 5 sp 6 treten können. Die *O. pro-Lamarckiana* könnte zuerst *provelans*-Homozygoten abgespalten haben wie die von Davis aus *O. franciscana* × *biennis* gewonnene *O. neo-Lamarckiana*, aber dann bei der Translokation, die zu der Endenkombination $5 \cdot 8 + 6 \cdot 7$ führte, ein letal wirkendes Element erworben haben. Über den Rotnervfaktor ist unten etwas eingehender zu reden.

Der Umtausch der Co-Faktoren war wie immer durch crossing-over rasch und leicht zu bewerkstelligen. In dieser Ausstattung, als großblütiger langgriffliger Fremdbestäuber, wie die homozygotischen Arten der *Hookeri*-Gruppe, doch als Komplexheterozygote ähnlich wie *O. biennis* — ähnlich, weil isogam, nicht heterogam —, ist *O. Lamarckiana* zu einem ausgezeichnet erhaltungsfähigen Biotypus geworden, der sich in Europa in verschiedenen Gegenden eingebürgert hat und nach mündlicher Mitteilung von Herrn Professor Miyake in Japan Begleiter

der Schienenwege geworden ist — sogar Eisenbahnpflanze heißt — wie *O. biennis* in Deutschland.

O. suaveolens dürfte ebenfalls einer Kreuzung der viel weiter verbreiteten *O. biennis* entstammen, von der sie den Eizellenkomplex *albicans* so gut wie unverändert übernommen hat. Ihr zweiter Komplex, *flavens*, ähnelt *velans* nicht nur in der Kombination der Chromosomenenden, sondern auch darin, daß er im Pollen wie in den Embryosäcken aktiv ist. In der Blütengröße steht *O. suaveolens* zwischen *O. biennis* und den Arten der *Hookeri*-Gruppe; das Chromosomendublett [1·4+2·3] von *flavens* vererbt sogar größere Blüte als das Dublett [1·2+3·4] von ^{h}*Hookeri* und von *velans*. Aber die Griffellänge führt zu ebenso entschiedener Autogamie wie bei *O. biennis*. Dieser mutmaßliche Bastard aus einer selbst- und einer fremdbefruchtenden Art hat sich also als Selbstbefruchter konstituiert und stabilisiert, und er hat sich in dieser Verfassung ein ansehnliches Wohngebiet im westlichen Europa erworben.

Die phänische Wirkung der Co-Faktoren ist ungewöhnlich vielseitig. Nicht nur die Blütengestalt ist bei kleinblütiger *O. Lamarckiana*, die aus *albilaeta* × *albivelutina* zu gewinnen ist, gegenüber der Normalform recht tief verändert, sondern der ganze Habitus der Pflanze. Her. Nilsson hat uns deswegen seinerzeit die Berechtigung, die kleinblütige Form als *Lamarckiana* zu bezeichnen, bestritten und den Typus *ambigua* genannt. Bei kleinblütiger *O. Hookeri*, wie sie in der F_2 der Verbindung *albicans* · ^{h}*Hookeri* auftritt, ist es nicht anders. Man könnte deshalb daran denken, daß es ein größeres Chromosomensegment ist, das sich regelmäßig an einer bevorzugten Bruchstelle als Einheit ablöst, und dafür käme vielleicht am ehesten der Endkörper des Satellitenchromosoms (vgl. Marquardt 1937, S. 164, 174 f.; 183 f.; Lewitsky 1929, S. 99; 1931, S. 131) in Betracht. Wenn einmal eine trisomische Mutante mit drei SAT-Chromosomen gefunden würde, könnte die Hypothese vielleicht geprüft werden.

Daß die Austauschhäufigkeit der Co-Allele in den Bastarden mit der Zeit abnimmt, ist nicht beobachtet, allerdings auch nicht genau studiert; die Co-Reihe könnte sich ganz wohl auch in dieser Beziehung anders verhalten als die übrigen Gene. Überschauen wir unsere Erfahrungen von den Spaltungserscheinungen im ganzen, so haben wir, wenn unsere Vorstellungen zutreffen, in den Onagren eine Paarungsgemeinschaft mit einer Ausgewogenheit des Kollektivverhaltens vor uns, die man sich in dieser Feinheit nicht von vornherein ausdenken konnte.

XI. Die Isogamie von flavens, velans, gaudens.

Wenn *velans* und *flavens* in *O. Lamarckiana* bzw. *O. suaveolens* isogam[1]) sind, mag das alter Besitz von den homozygotischen Stammeltern her sein. In *O. suaveolens* ist der aus *O. biennis* stammende Komplex *albicans* polleninaktiv geblieben, wie überhaupt ein Eizellenkomplex sehr selten im Pollen aktiv wird. In *O. Lamarckiana* dagegen ist der aus dem Pollenkomplex *rubens* der *O. biennis* hervorgegangene Komplex *gaudens* nicht (mehr?) weiblich-inaktiv, sondern isogam. Es fragt sich, ob das nicht als irgendwie vorteilhaft verstanden werden kann.

Erwerbung von Isogamie bedeutet einen Vorteil, wenn diejenige Sorte des ditypischen Pollens, die denselben Komplex enthält wie die zunächst monotypischen Eizellen, der anderen überlegen ist. Solche Überlegenheit zeigt *velans* in verschiedenen Verbindungen. In dem Bastard *O. (Lamarck.* × *biennis* Mü.*) velutirubata* kamen in einer Anzahl von Familien 243 *velans-* auf 75 *rubens*-Pollenzellen, also etwa 3 auf 1 (R. 1925, S. 147). Im Pollen von *O. Lamarckiana* ist das Verhältnis zwischen *velans* und *gaudens* in verschiedenen Versuchen verschieden, selbst bei Kreuzungen mit einer und derselben Form als Mutter, aber in der Regel überwiegen die *velutinae*, was teils auf Konkurrenz der Pollenschläuche, teils auf verschiedene Keimfähigkeit der Pollenkörner zurückzuführen ist (R. 1929, S. 42). Daß der Pollen der *O. Lamarckiana* bei arteigener Bestäubung sich ebenso verhält wie in Kreuzungen, ist nicht leicht zu zeigen, aber doch nicht unwahrscheinlich. Rechnen wir, was kaum übertrieben ist, doppelt so viele zur Befruchtung kommende *velans-* wie *gaudens*-Pollenzellen, so ergeben sich, falls *velans* allein in den Embryosäcken aktiv ist, 2 *velans*-Homozygoten auf 1 lebensfähige Heterozygote, also 33% taugliche Samen. Sind dagegen *gaudens* und *velans* in den Samenanlagen gleich häufig, so entstehen gleichviele Heterozygoten wie Homozygoten, also 50% lebensfähige Samen, einerlei wie das Verhältnis zwischen den *velans-* und den *gaudens*-Pollenschläuchen ist. Und selbst wenn *velans* dem *gaudens* in den Embryosäcken ebenso überlegen ist wie im Pollen, fällt die Zahl der Heterozygoten nur auf 44%. Die Tabelle zeigt das genauer.

	gaudens 1	velans 2	Verh. Het. : Hom.	% Het.
♀ velans	vel · gaud 1	vel · vel. 2	1 : 2	33
velans 1	vel · gaud 1	vel · vel 2	1 : 1	50
gaudens 1	gaud · gaud 1	gaud · vel 2		
velans 2	vel · gaud 2	vel · vel 4	4 : 5	44
gaudens 1	gaud · gaud 1	gaud · vel 2		

1) Es besteht wohl kein Bedenken dagegen, die Begriffe der Isogamie und Heterogamie auch auf die Komplexe, nicht nur auf die diploiden Biotypen anzuwenden.

Die *O. biennis* München. die ich vor 30 Jahren im Münchener Botanischen Garten vorfand und seitdem in Kultur halte. besitzt etwa 25% *rubens*-Embryosäcke und erzeugt deswegen mindestens ebensoviele taube Samen. Diese Tendenz zu isogamem Verhalten behält ihr *rubens*-Komplex auch in anderen Verbindungen, vor allem in Verbindung mit dem *albicans* der gewöhnlichen streng heterogamen Sippen von *O. biennis*. Der Gedanke. daß *gaudens* aus einem derartigen *rubens* hervorgegangen sei, ist zunächst nicht von der Hand zu weisen. Aber gerade gegenüber *velans* vermag auch der Komplex *rubens* München sich in den Samenanlagen wenig, zu höchstens 10%, durchzusetzen.

O. suaveolens hat nur etwa 25% *albicans*-Eizellen und deswegen ebensoviele taugliche Samen; die tauben Samen mit *flavens*-Homozygoten sind dreimal so zahlreich. Trotzdem hat sich der Biotypus bis heute erhalten. Interessant ist die Auffindung einer Sippe, die die homozygotischen Embryonen sogar bis zur Keimfähigkeit sich entwickeln läßt; der Gedanke liegt sehr nahe, daß dieses Verhalten das ursprüngliche der neugebildeten Art war, und daß die Sippe von Berlin altertümlicher ist als die von Paris. In diesem Zusammenhang wird auch die Beobachtung bedeutsam, daß die *flavens*-Homozygoten der Pariser *O. suaveolens* in den tauben Samen recht groß werden. und daß auch die *velans*-Homozygoten der *O. Lamarckiana* beträchtlich größer sind als die wenige Zellen stark werdenden *gaudens*-Homozygoten (Hiorth 1926), die den gewöhnlichen Typus der durch Letalfaktoren gestörten Embryonen der alten Permanentbastarde darstellen. *O. suaveolens* und *O. Lamarckiana* erweisen sich somit durch den Besitz verhältnismäßig spät wirkender Letalfaktoren in einem ihrer Komplexe als junge Komplexheterozygoten, genauer als heterozygotische Systeme, die aus einem alten und einem jungen Komplex zusammengesetzt sind.

O. Lamarckiana und *O. suaveolens* zeigen, daß bei so reicher Samenproduktion, wie die beiden Arten haben, der Ausfall eines großen Teils der Samen in Kauf genommen werden kann. Aber rationellere Systeme stellen doch die viel zahlreicheren, wohl älteren heterogamen Arten dar, welche die zygotische Sterilität durch Heterogamie umgehen. Vielleicht haben *O. Lamarckiana* und *O. suaveolens* nur dort sich ausbreiten können, wo ihnen eine so fruchtbare Art wie *O. biennis* nicht den Boden streitig machte.

XII. Die Rotnervfaktoren von O. Lamarckiana und O. biennis.

Der Faktor R der rotnervigen schwedischen Sippe von *O. Lamarckiana* ist durch Her. Hilsson als eines der ersten Beispiele zygo-

tischer Letalfaktoren bei Pflanzen bekannt geworden; ob das Gen R selber letal oder nur mit einem Letalfaktor streng gekoppelt ist, wissen wir noch nicht. Rotnervige *O. Lamarckiana* hat noch weniger taugliche Samen als weißnervige, weil außer den *velans*- und den *gaudens*-Homozygoten auch noch R-*velans* · R-*gaudens* ausfällt. Einen zygotischen Letalfaktor R besitzt auch *O. biennis* im *rubens*-Komplex, aber hier wird die zygotische Wirkung nicht gefährlich, weil R streng an *rubens* gebunden ist. R ist für *rubens* ebenso wie für *velans* und *gaudens* nicht charakteristischer, sondern überzähliger Letalfaktor, denn wenn R in *rubens* durch r ersetzt wird, bleibt *rubens* doch zygotisch lebensunfähig.

Wenn die Annahme richtig ist, daß *O. Lamarckiana* aus einer hybriden *rubens*-Verbindung hervorgegangen ist, muß der primäre Bastard rotnervig gewesen sein. Zu den Veränderungen, die von dem spaltenden Bastard zu dem konstanten Biotypus *O. Lamarckiana* geführt haben, gehört also auch der Verlust des Rotnervmerkmals, der sich wohl rasch eingestellt hat: R wurde zwischen *rubens* und *provelans* im Chromosom 1 · 2 frei getauscht, und die r-Homozygoten waren den R-Heterozygoten an Fruchtbarkeit überlegen.

Der Faktor R der rotnervigen *O. Lamarckiana* ist, wie wir durch Her. Nilsson wissen, ausgesprochen pleiotrop. Der auffälligste Unterschied zwischen den Weiß- und den Rotnerven betrifft die Blütengröße. An eigenem Material wurde die Länge der Kronblätter für die r zu 46—51 mm, für die R zu 50—56 mm gemessen.

Es schien nun erwünscht, zu erfahren, ob der R-Faktor der *O. biennis*, wenn er in *O. Lamarckiana* eingeführt wird, dieselbe phänische Wirkung ausübt. Die rotnervige *O. Lamarckiana* wurde mit *O. biennis* München als Vater gekreuzt; die so entstandene *fallax* = r-*velans* · R-*rubens* hatte 32 mm lange und 39 mm breite Kronblätter (24/96). Eine *velutirubata* wurde mit dem Pollen von *O.* r-*Lamarckiana* bestäubt; es entstand groß- und kleinblütige *O. Lamarckiana*, mehr r als R (25/5). Eine solche R-*Lamarckiana*, die ihr R-Chromosom aus *O. biennis* herleitete, wurde mit *O.* r-*Lamarckiana* als Vater gekreuzt: die Nachkommen waren groß- und kleinblütige, weiß- und rotnervige *Lamarckiana* (26/85). Eine großblütige R-*Lamarckiana* dieser Familie wurde selbstbestäubt; die Maaße der Kronblätter waren bei den Weißnerven 48—51 mm in der Länge, 59—62 mm in der Breite, bei den Rotnerven 48—49 mm bzw. 60—61 mm, also bei den beiden Formen gleich (27/45).

Das Verhalten der *velutirubata* gibt dieselbe Auskunft. Wird R-*Lamarckiana* mit dem Pollen der r-*biennis* bestäubt, so sind die Kronblätter der r r-*velutina* 29:40,5 mm groß, die der R r-*velutina* 39:50 mm

(24/96). Wird dieselbe R-*Lamarckiana* mit R-*biennis* gekreuzt (24/97), so sind die Kronblattmaaße der r R-*velutina*, wie schon erwähnt, 32:39mm, entsprechen also denen der r r-, nicht der R r-Form.

Erst später wurde recht deutlich, daß die zu diesem Versuch verwendete *O. biennis* München in ihrem *rubens*-Komplex sich von allen spontanen *biennis*-Sippen unterscheidet. Der Versuch müßte also mit einer nordeuropäischen Wildrasse von *O. biennis* wiederholt werden. Aber selbst wenn ein *rubens* gefunden würde, dessen R ebenso wirkt wie das der schwedischen *Lamarckiana*, wäre damit kein weiteres Argument für die Abstammung der *O. Lamarckiana* von *O. biennis* gewonnen. Denn es ist viel wahrscheinlicher, daß die schwedische Sippe ihre Rotnervigkeit einer neuerlichen Kreuzung mit *O. biennis* verdankt, als daß sie ihre R-Heterozygotie seit dem wohl über hundert Jahre zurückliegenden Ursprung der *O. Lamarckiana* bewahrt hat. Für die *O. Lamarckiana* von de Vries, die an dem klassischen Standort bei Hilversum zunächst ebenfalls rotnervig gewesen zu sein scheint, gilt wohl dasselbe (vgl. R. 1917, S. 282).

Die dritte Art, die mit dem letalen R-Faktor vorkommt, ist *O. muricata*. Die konstante rotnervige Sippe, die am Lido bei Venedig gesammelt war, mit der Konstitution R-*rigens*·*curvans*, unterscheidet sich im Garten sehr wenig von der weißnervigen aus Ulm, aber ob sie am natürlichen Standort nicht doch einen Vorteil aus dem Besitz von R zieht, wissen wir nicht. — Rotnervige *O. ammophila* (und var. *germanica*) ist aus Wildsamen von *rigirubata* aufgegangen (R. 1937, S. 205), als Ergebnis der spontanen Kreuzungsfolge *O. (ammophila* × *biennis) rigirubata* × *ammophila*. Im Freien habe ich sie aber nicht finden können, und daraus ist wohl zu schließen, daß die gewöhnliche weißnervige Form für den Standort auf dem märkischen Sand besser ausgestattet ist.

XIII. Weißnervige O. biennis.

Wie R aus *rubens* in *velans*, wird r aus *velans* in *rubens* eingelagert. Z. B. kann durch die Kreuzung *O. biennis* × *(bien.* × *Lam.)* R-*velutirubata* eine weißnervige *O. biennis* = *albicans*·r-*rubens* gewonnen werden. Eine weißnervige Linie, die in 12 Generationen, von 1919 bis 1932, in Kultur gehalten wurde, war auf etwas umständlicherem Weg hergestellt. Sie war aus der Kreuzung *O. biennis* × *rigirubata* entstanden (R. 1925, S. 55), aber der r-*rigens*-Komplex hatte sein r aus *velans* eingetauscht; denn die *rigirubata*, die unmittelbar aus R-*muricata* nicht zu gewinnen ist, war aus (R-*muricata* × r-*Lamarckiana*) R r-*rigi-velutina* F_1 × *biennis* hervorgegangen (R. 1925, S. 70, Nr. 265).

Diese weißnervige *O. biennis* war in den ersten Jahren gut fruchtbar. Die tauben Samen machten allerdings schon 50 und mehr vom Hundert aus, weil r-*rubens* in den Eizellen so häufig war wie *albicans*. Von D_7 an (1926) wurde das Verhältnis immer ungünstiger, die keimfähigen Samen betrugen wenige Prozent, und mit D_{12} starb der Stamm im Jahr 1932 ganz aus. Der Pollen war noch immer funktionstüchtig, die *rubens*-Samenanlagen wohl ebenso, aber die *albicans*-Embryosäcke schienen auch mit anderem als *rubens*-Pollen fast keine gesunden Samen mehr zu ergeben. Die Beseitigung der R-Heterozygotie hat also den Biotypus *O. biennis* schwer geschädigt.

Auch der Bastard *O. (biennis* × *Lamarck.)* r-*albilaeta* bringt immer recht wenige keimfähige Samen, selten mehr als 25%. Ein großblütiger Stamm, der 1921 aus *O. (biennis* × r-*Lam.) albilaeta* F_1 × *Lamarckiana* hergestellt war, hat sich aber auf diesem Status doch 14 Generationen lang gehalten, von 1925 bis 1938, und ging dann nur durch einen Zufall verloren. Ob rotnervige *albilaeta* günstiger konstituiert ist, sollte noch geprüft werden.

XIV. Die Heterozygotie der spontanen Arten.

Von *O. ammophila*, *atrovirens*, *muricata*, *parviflora*, *rubricaulis*, *silesiaca* sind Individuen, die in einem der isolierten Gene homozygot geworden wären, nicht beobachtet. Von *O. biennis* sind im Versuchsgarten n-, s-, S-Homozygoten aufgetreten, von *O. suaveolens* s-, von *O. Lamarckiana* n-, N-, P-, p-Homozygoten. An den natürlichen Standorten sind nur s s-*biennis* und s s-*suaveolens* gefunden, während die geprüften gelben Sippen alle Ss-Heterozygoten sind; SS-Individuen scheinen zu fehlen oder mindestens selten zu sein. Auch *O. Lamarckiana* ist überall, in Holland, in Schweden, an der Kanalküste, in der Bretagne, in Japan P p, was ihr ohne weiteres anzusehen ist, und N n, was aus der Abspaltung von *nanella* hervorgeht. Nur die auf Hilversum zurückgehende Gartenform von SHULL, die *vetaurea* hervorgebracht hat, ist N N.

Gelegentlich entstehen werden Homozygoten durch crossing-over im Freien wohl ebenso wie im Garten, und wenn sie nirgends in den spontanen Populationen eine merkbare Rolle spielen, werden die Heterozygoten ihnen überlegen sein. Über die schwachen *nanella*-Zwerge ist kein Wort zu verlieren. Die *sulfurea*-Rassen von *O. biennis* und *O. suaveolens* sind augenscheinlich nicht viel weniger erhaltungsfähig als die sattgelben, aber, wie viele Rezessivtypen, wohl doch etwas inferior. Die P P- und die p p-Typen von *O. Lamarckiana* sind von den P p in der Pigmentierung deutlich verschieden, und das wird für die Lebensführung, z. B. für den Wärmehaushalt, kaum ganz gleichgültig

sein. Eine N N-Form ist aber von einer N n-Form äußerlich nicht zu unterscheiden, ebenso S S nicht von S s, auch Pil Pil und Sp Sp nicht von Pil pil bzw. Sp sp. Da die uns aus den Homozygoten bekannten phänischen Wirkungen von n, pil, sp völlig rezessiv sind, können die vorteilhaften physiologischen Leistungen der heterozygoten Systeme n N, pil Pil, sp Sp ganz andere Charaktere als Statur, Behaarung, Blattgestalt betreffen; an der sp sp-Form der Verbindung b P^{rig}-*flavens · rubens* fiel eine ungewöhnliche, an *rubrinervis* erinnernde Sprödigkeit der Stengel auf (R. 1925, S. 92). Am interessantesten wäre es, wenn es einmal gelänge, die physiologischen Unterschiede zu erfassen, die zwischen den Heterozygoten und den dominanten Homozygoten bestehen. Erst dann könnten wir verstehen, warum die komplexheterozygotischen Onagren ihr hohes Maß von Faktorenheterozygotie so streng bewahren.

Abb. 7. O. (lor-Lamarck. × Lor pil-albiflexa) Lor Lor Pil pil-laetiflexa. 10. VIII. 30, aus 102.

Daß die Einführung eines rezessiven Faktors die Wüchsigkeit einer künstlich hergestellten Verbindung erhöhen kann, ist bei pil deutlich geworden; allerdings handelt es sich dabei um das ganze pil-Chromosom. Die Verbindung *flavens · eflectens* ist, wie die *flaviflexa*, mit den Plastiden der *O. suaveolens* nicht ergrünungsfähig. Als *flavens* aber durch die Kreuzung *O. suaveolens* × Lor pil fl-*rubiflexa* mit pil-*eflectens* verbunden wurde, war der Bastard gut grün (vgl. R. 1937, S. 115, Nr. 944). Und

eine Lor pil-*laetiflexa* = *gaudens* · Lor pil-*flectens* aus der Kreuzung lor-*Lamarckiana* (mit *atrovirens*-Plasma) × pil pil Lor-*albiflexa* war ungewöhnlich groß, mit großen breiten Blättern, auch in der recht einförmigen F_2 (30/102 und 31/92; Abb. 7). Es ist hiebei daran zu erinnern, daß *flavens* in der *O. suaveolens* mit pil-*albicans* zusammenlebt, und daß auch *gaudens* mit pil-*albicans* den kräftigen Bastard *albilaeta* gibt.

XV. Anhang. Analyse von flavens · flectens = O. flaviflexa bzw. flexiflava.

Die Verbindung entsteht selten als metakliner Bastard in der Kreuzung *O. atrovirens* × *suaveolens*, öfter in der abgeleiteten Kreuzung *rubiflexa* × *suaveolens* (vgl. z. B. Hoeppener u. R. Nr. 232). Leicht ist sie zu gewinnen aus *O. (atrovirens* × *suaveolens) pictiflava* × *atrovirens* (Abb. 8). In all diesen Fällen ist sie grün und mitunter durch *suaveolens*-Plastiden gelb- oder weißscheckig. In der Kreuzung *O. suaveolens* × *atrovirens* tritt sie, neben grüner *albiflexa*, in Form farbloser, bald sterbender Sämlinge auf, die sicher ausnahmsweise auch grün gescheckt sein können.

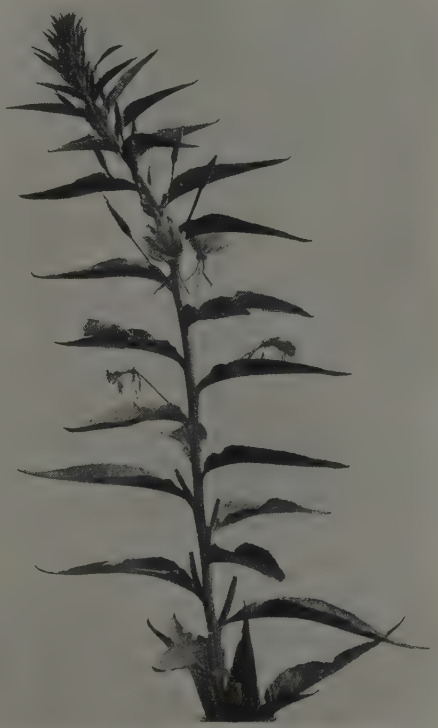


Abb. 8. O. [(atrovirens × suaveolens) pictiflava × atrovirens] flaviflexa normal M m Lor lor Fl fl. 18. VII. 25, aus 39.

Flaviflexa ist kräftig, reich verzweigt, der *flavicurva* sehr ähnlich, hat mittelbreite, lang zugespitzte, marginate Blätter, auf kleinen rötlichen Polstern stehende Stengelhaare (Wirkung ebenfalls von M), nickende Gipfel, fein und kurz behaarte Kelche, ziemlich lange, geschweifte Kelchzipfelspitzen, bald breitblättrige, bald cruciate Kronen. Der

Erbgang der Kronengestalt ist nicht genauer verfolgt worden. Diakinese: 6, 4, 2, 2.

Die Spaltung ist reich, und es hat mehrere Jahre gedauert, bis alle Formen sicher identifiziert worden konnten. Es werden getauscht (das Merkmal von *flavens* immer an erster Stelle stehend): immarginates Blatt m gegen marginates Blatt M im 2 · 3-Paar; aufrechter Stengel fl gegen nickenden Stengel Fl im 1 · 4-Paar; breites Blatt Lor gegen schmales Blatt lor (von *loreus*, riemenförmig) im 4er-Ring mit den Enden 11—14; große Blüte gegen kleine Blüte (in den Protokollen meist nicht genauer verfolgt). Nicht getauscht werden der Letalfaktor Sp von *flavens* und der (ebenfalls letale) Behaarungsfaktor Pil^{flc} von *flectens*, die in dem 6er-Ring liegen (vgl. unten S. 202 die Formel).

Abb. 9. O. m m lor lor Fl fl-flaviflexa, für lor lor ungewöhnlich kräftig. 9. VIII. 30, aus 230, Nr. 1578.

M dominiert über m, aber die M M-Kombinationen sind stärker marginat als die M m-Heterozygoten (d. h. die Blattränder und die jungen Stengelteile sind noch stärker rot, die Fruchtknoten sind bei den späteren Blüten hellrot warzig getupft) und haben dazu schmälere Blätter und kürzere Kelchzipfelspitzen als diese (vgl. R. 1933, Fig. 1 u. 2). Die Pleiotropie von M—m kommt entsprechend darin zum Ausdruck, daß die Kelchspitzen der durch grünen Blattrand und grünen Stengel gekennzeichneten m-Homozygoten noch schlanker sind als die M m; in der Blattbreite ist kein Unterschied gefunden.

Die Lor Lor-Typen sind bei im übrigen gleicher Zusammensetzung in der Blattbreite von den Lor lor oft nicht zu unterscheiden, während

die lor-Homozygoten immer sehr schmale, oft verkrümmte Blätter haben (vgl. R. 1933, Fig. 3—5); dieser Unterschied in der Blattbildung reicht bis in die Blüten hinein: die lor lor haben sehr kleine, pollenarme Antheren in den dünnen Blütenknospen (Abb. 9). Deswegen wurde dem *lorea*-Charakter das rezessive Symbol lor gegeben. Nach dem Verhalten anderer Kreuzungen könnte man den *lorea*-Faktor auch dominant nennen; z. B. hat lor-*flavens*·*rubens* viel schmälere Blätter als Lor-*flavens*·*rubens*. Auch Lor ist pleiotrop; die Lor Lor-*flexae* nicken nur kurze Zeit und so schwach, daß sie oft von den ganz aufrechten *eflexae* schwer zu unterscheiden sind, und dazu haben sie nicht die schlanken, elegant geschweiften Kelchblattspitzen der Lor lor-*flexae*, sondern gerade, zusammenneigende, ebenfalls wie die fl fl-Formen. Endlich sind die Kelchblätter bei den Lor Lor, einerlei ob Fl fl oder fl fl, immer etwas defekt in dem Sinn, daß an einzelnen Zipfeln die Spitze verkümmert (vgl. R. l. c. Fig. 16, S. 240); der maßgebende rezessive Faktor in *flavens* hat das Symbol def erhalten. Als M M sind die Lor Lor auffallend schmalblättrig, wohl unter der Wirkung von M.

Abb. 10. O. M m Lor lor-flavieflexa. 6. VIII. 30, aus 160, Nr. 1543.

Der Faktor Fl bedingt außer dem Nicken der Stengelgipfel auch Schweifung der Kelchblattspitzen und feine Behaarung des Kelchs. Die fl-Homozygoten (Abb. 10, 17, 18) haben außer aufrechten Stengeln ge-

rade, zusammenneigende oder etwas spreizende Kelchspitzen und etwas rauh behaarten Kelch. An den Fl-Homozygoten ist, wenn sie zur Stengelbildung kommen, gar kein Nicken der Gipfel zu erkennen (Abb. 11), was wohl mit ihrem sehr langsamen Wachstum zusammenhängt; ihre Behaarung ist sehr fein.

Abb. 11. O. M m Fl Fl-velflexiflava. 26. VIII. 30, aus 72. Die Fl Fl-flexiflava ist sehr ähnlich.

In der Wüchsigkeit stehen M m und m m deutlich vor M M, Lor lor und Lor Lor weit vor lor lor: die lor-Homozygoten sind immer schwache, niedrige, wenig verzweigte Pflanzen, deren Stengel sich oft nicht tragen können und umfallen (wie Abb. 18; vgl. R. l. c. Fig. 5).

Ein klares Bild geben die Gewichtsverhältnisse. Von den drei Hauptformen wurde je eine typische Pflanze am 21. August 1930, gegen Ende der Blütezeit, frisch und trocken gewogen:

	frisch	trocken
M m Lor lor-flaviflexa	1285 gr,	277 gr,
M M Lor lor-flaviflexa	637 gr,	127 gr,
M M lor lor-flaviflexa	94 gr,	22 gr.

Das Verhältnis der Frisch- wie der Trockengewichte ist also: doppelte Heterozygote zu M-Homozygote zu M lor-Homozygote wie 12 : 6 : 1.

Noch schlimmer ist die Wirkung der Homozygotie im Fl-Faktor: die Lor lor und Lor Lor-*flaviflexae* haben als Fl Fl zeitweise bräunlich angelaufenes, im hellen Licht leicht verbrennendes Laub und kommen selten zum Schießen und Blühen. Wenn Stengel gebildet werden, bleiben sie schwach, meist unverzweigt, und die Tracht wird dadurch einzigartig, daß alle Blätter bald nach der Entfaltung abfallen und die Stengel deshalb in allen Stadien nur einen kleinen Schopf kurzer Blätter tragen (Abb. 11; auch R. l. c. Fig. 9). Kommt es einmal zur Bildung von Blüten, so fallen diese meistens als Knospen mitsamt ihren Brakteen ab. Werden vollends lor lor und Fl Fl kombiniert, so sterben die Sämlinge nach der Bildung weniger Blätter, die wenige Millimeter lang werden und eine charakteristische Braunfärbung zeigen (vgl. R. l. c. Fig. 10).

Die Kreuzung *flaviflexa* × *biennis* (Nr. 1523, 1528, 1533, 1537, 1546) gibt zur Hauptsache *flavirubata*, und zwar in acht Typen, abgesehen von Blütengröße und Kronenform; Fl-*flavens* · *rubens* nickt stark (Abb. 12), die Margination ist, wenn vorhanden, auffällig, und die lor-*flavirubatae* haben viel schmälere Blätter als die sehr breitblättrigen Lor-Verbindungen. Das Verhältnis zwischen Lor und lor erinnert sehr an das zwischen B und b in der *flavicurva* (vgl. R. 1925, S. 15), und es hat auch mehrerer Versuchsjahre bedurft, bis sicher war, daß die B—b-Spaltung bei *flaviflexa* nicht vorkommt. Die Blüten sind bei Fl kleiner als bei fl.

Abb. 12. O. (lor lor-flaviflexa × biennis) Fl lor-flavirubata F_2. 9. VIII. 30, aus 226; diese aus Nr. 1576.

Die Kreuzung *flaviflexa* × *suaveolens* (Nr. 1539, 1555; ebenso × Fl - *albiflava*, Nr. 1556, 1557) bringt nur oder fast nur taube Samen, was in mehrfacher Wiederholung (auch an abgeleiteten *flaviflexa* - Typen: Nr. 1561, 1591) sichergestellt ist. Das beweist, daß die Eizellen der *flaviflexa* zum größten Teil den Letalfaktor von *flavens* enthalten, d. h. abgesehen von der etwaigen Eingliederung von M oder Fl eben *flavens* darstellen, wie es die Verbindung mit *rubens* schon gezeigt hat. Ganz selten ist *lutescens* beobachtet, wobei unklar bleibt, ob der *flavens*-Komplex, der seinen Letalfaktor verloren hatte, aus der *flaviflexa* oder aus der *suaveolens* stammte. Wird aber statt der gewöhnlichen *sua-*

veolens eine Sippe verwendet, die sp- statt Sp-Pollen hat (Nr. 1540, 1547), so sind 8 verschiedene *lutescens*-Formen zu gewinnen. Unter ihnen war (bei Verwendung von M-*suaveolens*) am auffälligsten die M M Lor lor Fl fl-*lutescens*, schwach nickend, mit breiten Blättern und weit entfernten, weit spreizenden, geraden, ziemlich dicken Kelchblattspitzen. Entsprechend ist das Verhalten der *flaviflexa* abgeändert, wenn sie sp-*flavens* enthält; mit Sp-*flavens*-Pollen bestäubt (Nr. 1592) bringt sie jetzt *lutescens* in großer Zahl, aber wieder keine *flaviflexa*.

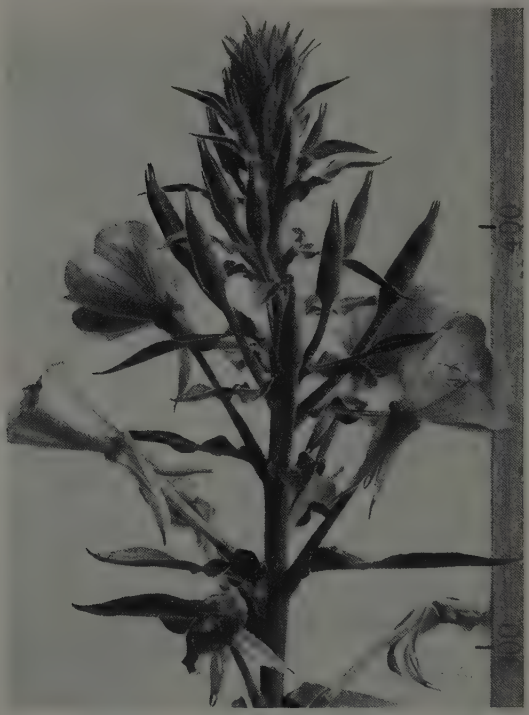


Abb. 13. O. (biennis × M M lor lor-flavieflexa) M lor-albiflava. 6. VIII. 30, aus 224, Nr. 1632.

Flaviflexa × *atrovirens* (Nr. 1529, 1531, 1532, 1545) gibt M m Lor lor Fl fl-*flaviflexa* wie F_1, M M Fl fl Lor lor-*flaviflexa* fast ebenso kräftig, Fl fl lor lor, sehr schwach und schmalblättrig, teils M m teils M M. Die Fl Fl Lor lor-Typen erscheinen meist nur als blaßgrüne, lichtempfindliche, nicht schießende Rosetten. Die Fl Fl lor lor-Kombinationen sind durch winzige, bräunliche Sämlinge repräsentiert. Entsprechend fällt die Spaltung bei Kreuzung mit m-albiflexa aus (Nr. 1540a), nur sind die M M durch m m ersetzt.

Flaviflexa × *muricata* (Nr. 1538): lauter nickende *flavicurva*, teilweise sehr stark nickend, weil Fl und Cu sich in ihrer Wirkung unterstützen.

Der Pollen der *flavifexa* wird analysiert durch die Kreuzungen mit *O. biennis* ♀ (Nr. 1525, 1529, 1541, 1549) oder *albiflava* ♀ (Nr. 1535). Unter den auftretenden Verbindungen mit *albicans* sind zu unterscheiden: a) aufrechte *albiflavae;* 1) mit M fl Lor-*flavens*, sehr breitblättrig, fast wie normale (m-) *albiflava;* 2) m fl lor-*flavens*, schon schmalblättriger; 3) M fl lor-*flavens* (Abb. 13), mit ähnlicher Blattbreite; die zunächst zu erwartende m fl Lor-*albiflava* fehlt immer, genau wie aus der *flavicurva* (vgl. R. 1925, S. 9, 162), infolge gonischer Elimination, und geradeso bei m m Lor lor- und m m Lor Lor-*flaviflexa;* b) nickende *albiflavae*, mit etwas geschweiften Kelchblattspitzen, von den *albiflexae* teilweise schwer zu unterscheiden: 4) m Fl Lor-*flavens* (mit Fl ist die m-Form also im Pollen aktiv!), sehr breitblättrig; 5) M Fl Lor-*flavens* ähnlich; 6) m Fl lor-*flavens* (Abb. 14) und 7) M Fl lor-*flavens*, beide sehr *flexa*-ähnlich; c) stark nickende *albiflexae:* 8) M Fl lor-*flectens*, die ursprüngliche Kombination wie aus *O. atrovirens*, schmalblättrig; 9) m Fl lor-*flectens*, ebenso schmal; 10) M Fl Lor-*flectens* (Abb. 15) und 11) m Fl Lor-*flectens*, beide mit breiteren Blättern, weniger geschweiften Kelchzipfeln, weniger stark nickend; d) aufrechte *eflexae*, mit zusammenneigenden Kelchspitzen, sonst den *flexae* in der Tracht ähnlich: 12) M fl lor-*flectens* (Abb. 16): 13) M fl Lor-; 14) m fl lor-; 15) m fl Lor-*flectens*. — Sicher ist die Unterscheidung der *flavae* und der *flexae* bzw. *eflexae* nach den Nachkommenschaften: die *flexae* spalten bräunlich behaarte pil pil-Typen ab, die *flavae* nicht, weil *flectens*, aber nicht *flavens* das 9·8-Chromosom besitzt.

Abb. 14. O. (biennis × flaviflexa) m lor Fl-albiflava, mit sehr weit entfernten schlanken Kelchzipfelspitzen. 11. VIII. 27, aus 107, Nr. 1541.

Die Kreuzung *O. muricata* × *flaviflexa* (Nr. 1567) bringt die entsprechenden *flavens*- und *flectens*-Kombinationen mit *rigens*, aber teilweise wieder schwer zu unterscheiden.

Besonders wenig differenziert erscheinen die aus *O. atrovirens* × *flaviflexa* gewonnenen *pingens*-Verbindungen (Nr. 1524, 1534).

Abb. 15. O. (biennis × Lor-rubiflexa) Lor M-albiflexa. 6. VIII. 30, aus 238.

Mit *O. Lamarckiana* ♀ ist nur eine abgeleitete *flaviflexa* verbunden worden (Nr. 1573), wegen der besonders reichen Aufspaltung, die hier schwer zu übersehen wäre und nichts Neues bringen könnte.

Aus *rubiflava* × *flaviflexa* (Nr. 1542) gehen die zu erwartenden Verbindungen mit *flavens* ♀ hervor (*rubens* ist meist nicht ♀-aktiv), nämlich *flaviflexae*, *lutescentes* (weil auch sp vorhanden), darunter als neu zu nennen die aufrechten *flavens*·*eflectens*-Typen, im Habitus bald an *flaviflexa*, bald an *lutescens* erinnernd.

Die im Pollen der *flaviflexa* zuerst identifizierten Gametentypen *flectens* und *eflectens* konnten dann auch in den Eizellen des Bastards aktiv aufgefunden werden, aber sehr selten. So gibt *flaviflexa* × *suaveolens* neben vielen tauben Samen mitunter *flavi-eflexa* oder *flaviflexa*, und *flaviflexa* × *biennis* hat einige *rubi-eflexa* und *rubiflexa* (vgl. unten) (lor und Lor) gebracht; Formen, die auch auf andern Wegen zu gewinnen sind, aber in den Kreuzungen von *suaveolens* und *biennis* mit *flaviflexa* ♂ (vgl. oben) meist ganz farblos bleiben.

Bei Selbstbestäubung der primären *flaviflexa* (Nr. 1521, 1526, 1530, 1536, 1543, 1544; 1550, 1551) entstehen alle die Typen, die nach den bisherigen Ergebnissen der Analyse zu erwarten sind und deren Charaktere oben (S. 192ff.) schon kurz geschildert wurden. Schon in den Keimschalen heben sich zuerst die bräunlichen, bald sterbenden Fl Fl lor lor-Sämlinge von den übrigen ab. Dann differenzieren sich durch sehr schmale Primärblätter die lor lor-Typen, soweit sie als Fl fl oder fl fl lebensfähig sind. Von ihnen sind die Fl Fl Lor zunächst oft nicht viel verschieden, aber später werden diese blaß im Gegensatz zu den sattgrünen Formen, die in Fl zumindest nicht homozygotisch sind. In den Beeten sind dann als junge Rosetten die lor lor von Anfang an wegen der Schmalheit der Blätter unverkennbar, die Fl Fl ebenso wegen der blassen Färbung. Alles übrige differenziert sich erst spät und teilweise nur für kurze Zeit. M und m sind in frühen Stadien, schon als Rosetten, gut unterscheidbar, aber M m und M M oft erst in der Blüte. Die Lor lor-*flexae* sind an den stark nickenden Stengeln und an den langen Kelchspitzen gut zu erkennen, die Lor lor-*eflexae* an den aufrechten Gipfeln und geraden Kelchspitzen, die Lor Lor-*flexae* unter-

Abb. 16. O. (biennis × flaviflexa) M fl lor-albiflexa oder M lor-albieflexa. 11. VIII. 27, aus 107, Nr. 1541.

scheiden sich von den Lor Lor-*eflexae* nur vorübergehend durch schwaches Nicken, beide Gruppen sind durch die defekten Kelche ausgezeichnet. Daß die Lor Lor-*flaviflexae* richtig gedeutet wurden, zeigt ihr häufiges Auftreten in Verbindungen wie *flaviflexa* × Lor-*rubiflexa* (Nr. 1548) und Lor-*rubiflexa* × *suaveolens*.

Die *flaviflexae* der F_2 müssen teils wie F_1 als fl-*flavens* · Fl-*flectens*, teils z. B. als Fl-*flavens* · fl-*flectens* entstehen. Daß aus Fl-*flavens* · fl-*flectens* die typische *flaviflexa* wirklich rekonstruiert wird, zeigt die Kreuzung *flaviflexa* × *albi-eflexa* (Nr. 1540b). Auch die Rekonstruktion der typischen Form aus lor-*flavens* · Lor-*flectens* ist beobachtet.

Abb. 17. O. M M Lor lor-flavieflexa. 10. VIII. 30, aus 948, Nr. 1601.

Individuen der F_2 und späterer Generationen, die der F_1 ganz gleichen, verhalten sich auch weiterhin wie die F_1, sind also M m Fl fl Lor lor.

Die in der F_2 der *flaviflexa* auftretenden Typen spalten um so weniger, je mehr sie sich nach den ihnen zugeteilten Formeln der Homozygotie nähern. Das ist durch Selbstbestäubung wie durch Analyse der Eizellen und des Pollens geprüft. M M Lor lor-*flaviflexa* (Nr. 1559—1564) spaltet noch nach Lor—lor und nach Fl—fl, m m Lor lor-*flaviflexa* (Nr. 1565—1567) ebenso. Lor Lor-*flaviflexa* (Nr. 1568 bis 1573) spaltet nach Fl—fl und gegebenenfalls nach M—m. Auch

lor lor-*flaviflexa* (Nr. 1574—1588) spaltet nach Fl—fl, aber bei Selbstbestäubung sind hier *flexa* und *eflexa* schwer zu unterscheiden (an den Kelchspitzen, die bei *flexa* etwas länger sind); das Nicken der *flexae* kommt bei der Schwäche der Stengel kaum zum Ausdruck. Von einem Fl Fl-Typus sind nie Samen gewonnen worden; daß der Pollen in günstigen Fällen tauglich sein kann, ist nachgewiesen (Nr. 1596).

Die flavieflexae.

Die Lor lor-Typen (Abb. 10, 17) haben wie bei *flaviflexa* gut ausgebildete Kelch- und Kronblätter, bei den Lor-Homozygoten sind diese teilweise defekt, sogar die Laubblätter, die besonders bei M M auffallend schmal sind, schmäler als bei den Lor lor, können gestört sein, und solche Pflanzen kommen spät zum Blühen. Auch als Lor lor sind die M M-*eflexae* schon recht schmalblättrig (Abb. 17). Alles in allem haben diese Typen viel Ähnlichkeit mit *lutescens*. Durch Selektion nach der Blütengröße lassen sich aber als Lor lor stattliche reich blühende Formen mit ansehnlichen, bis 32 mm langen Kronblättern gewinnen; sie erinnern an *O. suaveolens*, sind aber schlanker (Abb. 10).

Abb. 18. O. M m lor lor-flavieflexa. 16. VIII. 29, aus 168, Nr. 1598.

Die schwachen schmalblättrigen lor lor-*eflexae* (Abb. 18) sind den lor lor-*flexae* sehr ähnlich.

Daß in den Eizellen der *flavieflexa* fast nur *flavens*, selten *eflectens* aktiv ist, zeigen die Kreuzungen mit *O. biennis* ♂ (Nr. 1606, 1617, 1621, 1625, 1630) und mit *O. suaveolens* (Nr. 1606a, 1614, 1618, 1622, 1626; hier entstehen fast nur taube Samen). Die Verbindung mit *atrovirens*

♂ bringt natürlich *flaviflexa* (Nr. 1607). Die Kreuzung mit *O. ammophila* ♂ (Nr. 1599) zeigt, daß *eflectens·percurvans* lebt. Im Pollen kommt *eflectens* öfter zur Wirkung als *flavens*, mitunter fällt *flavens* ganz aus; geprüft sind die Kreuzungen mit *O. biennis* ♀ (Nr. 1608, 1619, 1627, 1632), mit *Lamarckiana* ♀ (Nr. 1628, 1633), mit *suaveolens* ♀ (Nr. 1615).

Wird der rezessive Behaarungsfaktor pil in *flectens* oder in *eflectens* eingeführt und der so veränderte Komplex mit *flavens* verbunden, so wird pil nicht ausgetauscht, denn bräunliche pil-Homozygoten fehlen in der F_2 (Nr. 1594, 1595; 1634). Damit ist indirekt wieder bewiesen, daß auch Pil^{fle} und Pil^{fla} nicht zwischen *flectens* und *flavens* getauscht werden können.

Ein Typus mit sehr starker abstehender Behaarung, besonders am Kelch, ist zweimal in je einem Individuum aufgetreten. Das erste Mal in der F_2 einer primären *flexiflava* als Lor Lor (Nr. 1521), das andre Mal in der Nachkommenschaft einer aus der Kreuzung *rubiflexa* × *suaveolens* gewonnenen *flexiflava* als Lor lor (Nr. 1543). Die abweichende Behaarung blieb in den Nachkommenschaften erhalten (Nr. 1550, 1559; 1589—1591), und war bei den *eflexae* (Nr. 1604) stärker ausgeprägt als bei den *flexae*. Vermutlich betraf die Abänderung den *flectens*-Komplex. Ob es sich dabei um crossing-over oder um Mutation handelt, ist nicht zu entscheiden.

Von anderen untypischen Formen ist nichts bekannt geworden; die normalen Spaltungsvorgänge sind also wohl vollständig ermittelt und aus den Formeln der Komplexe:

flavens $\langle 1\cdot fl\ 4\rangle\ \langle 3\ m\cdot 2\rangle\ \langle 11\cdot 12\ \ 13\cdot 14\rangle\ \langle 5\cdot 6\ \ 7\cdot 8\ \ \ 10\cdot 9\rangle$
flectens $\langle 1\cdot Fl\ 4\rangle\ \langle 3\ M\cdot 2\rangle\ \langle 11\cdot 13\ \ 12\cdot 14\rangle\ \langle 5\cdot 7\ \ 6\cdot 10\ \ \ 8\cdot 9\rangle$

leicht zu verstehen.

Die Diakinesekonfigurationen sind bestimmt bei:

M m Lor lor Fl fl 6, 4, 2, 2 (30/161, Nr. 1544; 31/394, atrovirens ×
M M Lor lor Fl fl 6, 4, 2, 2 (30/161, Nr. 1544) [suaveolens
m m Lor lor Fl fl 6, 4, 2, 2 (30/161)
M m Lor Lor Fl fl 6, 2, 2, 2, 2 (30/237, Lor-rubiflexa × suaveolens)
M M Lor Lor Fl fl 6, 2, 2, 2, 2 (30/167, Nr. 1548)
M M lor lor Fl fl 6, 2, 2, 2, 2 (30/243, lor-flavirubata × atrovirens)
M m Lor lor fl fl 6, 4, 2, 2 (30/161, Nr. 1544)
M M Lor lor fl fl 6, 4, 2, 2 (30/248, Nr. 1601)
M M lor lor fl fl 6, 2, 2, 2, 2 (30/249, Nr. 1629)

Belege [1]).

1. M m Lor lor-flaviflexa.

1521. M m Lor lor-flexiflava metaklin breitkronig (aus 25/142: atrovirens × suaveolens) selbst: 33 schwache Sämlinge, teilweise bräunlich angelaufen, dann sehr bald sterbend; 63 kräftige Pflanzen blühend, meist flaviflexa, davon eine zottig behaart, weniger flavieflexa, M m, M M, m m, teils cruciat, teils breitkronig. 26/194.

1522. Dieselbe × atrovirens: 19 große, 45 kleine, teilweise braun angelaufene Sämlinge (Fl Fl, teilweise lor lor); im Beet 19 stattliche flaviflexa, 9 M m, 10 M M. 26/196.

Nochmals gesät: 12 M m Lor lor-flaviflexa; 11 M M Lor lor-flaviflexa; 30 schwache, Fl Fl und lor lor, nicht blühend, teilweise (Fl Fl) bald sterbend. 27/248.

10 lor lor werden überwintert und blühen als 28/318.

1523. Dieselbe × biennis-cruciata: 106 flavirubata, viele gescheckt, teils breitkronig, teils cruciat. 26/195.

Nochmals gesät: meist stark gescheckt, fast alle cruciat. 10 flavirubata aufrecht breitblättrig (fl Lor), 27 flavirubata aufrecht schmalblättrig (fl lor); 35 flavirubata nickend (Fl; Lor und lor hier noch nicht unterschieden); 1 eflexirubata aufrecht schmalblättrig, rauher behaart als die flavae. 27/247.

1524. atrovirens × dieselbe: 84 grüne (keine Schecken); teils aufrecht wie pictiflava, teils nickend wie atrovirens; alle cruciat bis auf eine m-pictiflava, die neben cruciaten auch breitkronige Blüten hat. 26/198.

1525. biennis-cruciata × dieselbe: 50 grüne, teils cruciat, teils breitkronig; zunächst nur unterschieden: albiflava, albieflexa, Lor-albiflexa und lor-albiflexa. 26/197.

1526. M m Lor lor-flexiflava metaklin breitkronig (aus 31/394: atrovirens × suaveolens) selbst: 42 breitkronige, mehr flexa als eflexa, M m, M M, m m, Lor lor, Lor Lor, lor lor; Fl Fl nicht im Beet. 32/261.

1527. flaviflexa typisch (aus 32/261) selbst: 113 Sämlinge, davon 28 schwach wohl Fl Fl; ausgepflanzt 88, darunter 14 lor lor, sonst die üblichen Formen. 33/196.

1528. Dieselbe × R-biennis München: 108 flavirubata (viele gescheckt), aufrecht und nickend, breit- und schmalblättrig; flexa und eflexa fehlen, obwohl die Mutter metaklin entstanden. 33/197.

1529. R-biennis München × dieselbe: 54 grüne albata, die üblichen Formen, aber trotz den inzwischen gesammelten Erfahrungen teilweise wieder nicht sicher zu identifizieren; 13 weiße und 5 weiß-und-grüne, rubatae. 33/198.

1530. M mLor lor-flaviflexa 1 breitkronig (aus 25/39: [atrovirens × suaveolens] pictiflava × atrovirens) selbst: 16 schmalblättrige, teilweise bräunliche Sämlinge gestorben; 8 M m Lor lor-flaviflexa ganz typisch, 4 M M Lor lor-flaviflexa; „flaviflexa mit zusammenneigenden Kelchspitzen" 14 M und 10 m, wahrscheinlich nicht nur Lor Lor-flexa, sondern auch eflexa dabei; als flavieflexa sicher erkannt nur 2. 27/263.

1531. Dieselbe Familie, Nr. 2 breitkronig × atrovirens: 20 große flaviflexa, teils M m, teils M M; 18 schwache schmalblättrige eingegangen. 27/242.

1532. Dieselbe Familie, Nr. 4, Kronblätter etwas schmal × atrovirens: 34 schwache Sämlinge sterben bald; 44 grüne ausgepflanzt, flaviflexa, 16 M M, 16 M m blühend, 9 lor lor. 26/158.

---

1) Die Nummern der Belege schließen an die der Arbeit von 1941 an. Die Protokollauszüge 1521—1634 waren mit einer viel größeren Zahl anderer zu Ende 1934 für den Druck fertig geschrieben, ebenso der kurze kommentierende Text, aber die Arbeit mußte infolge gesundheitlicher Behinderung hinter anderen, dringlicher erscheinenden bis jetzt zurückstehen.

1533. Dieselbe Familie, Nr. 3, breitkronig ×biennis cruciata: 9 fl Lor-rubiflava breitkronig, aufrecht; 22 Fl Lor-rubiflava breitkronig; 15 lor-rubiflava, schmalblättrig, feinhaarig, spät oder gar nicht schießend, teilweise Fl; 1 Fl Lor-rubiflexa, schmalblättrig, rauhhaarig, cruciat; 1 rubieflexa schmalblättrig, rauhhaarig. 27/240.

1534. atrovirens×flaviflexa, Nr. 4 derselben Familie: 69 Pflanzen im Beet, alle cruciat, bis auf 2 breitkronige; darunter aufrechte pictiflava, nickende pictiflexa, schmal- und breitblättrig, und aufrechte pingens · eflectens. 26/159.

1535. M sp-albiflava×Nr. 3 derselben Familie: 5 lor-albiflexa; 1 Lor-albiflexa; 23 albieflexa; 22 gelbe, teilweise grünscheckige flavens · flectens und flavens · eflectens; ob flavens im Pollen nicht aktiv war? 27/241.

1536. M m Lor lor-flaviflexa breitkronig (aus 26/158: flaviflexa×atrovirens, oben Nr. 1532), 1 selbst: 98 große im Beet, alle breitkronig, meist flaviflexa, Lor lor und Lor Lor, M und m; 30 schwache schmalblättrige nicht ausgepflanzt. 27/102.

1537. Dieselbe×R-biennis München: 120 flavirubata (davon etwa 40 gescheckt); 35 fl Lor; 42 Fl Lor stark nickend; 43 lor, teilweise nickend. 27/103.

1538. Dieselbe×r-muricata: 65 flavicurva, M m und M M, teilweise sehr stark nickend, weil Fl Cu; Lor und lor wurden nicht unterschieden. 27/104.

1539. Dieselbe×suaveolens: 1 eflexiflava, Blüten teils cruciat, teils intermediär; 130 Samen nicht gekeimt. 27/105.

1540. Dieselbe×M sp-suaveolens: 45 lutescens (teilweise weißscheckig); M m mit geschweiften, M M mit geraden Kelchspitzen, sehr starker Margination; das Nicken, wo vorhanden, nicht sehr ausgeprägt; Unterschiede in der Blattbreite nicht auffallend, aber wohl doch vorhanden gewesen. 27/106.

1540a. Dieselbe Familie, aber Nr. 2×m lor-albiflexa (aus 27/197, biennis cruc.×flexiflava, oben Nr. 1525): 64 flaviflexa, viele gelbscheckig von biennis-Plastiden, meist Lor lor kräftig hoch, teils M m, teils m m, 17 lor lor sehr schmalblättrig, dünnstenglig, unverzweigt, bis 60 cm hoch. 27/84.

1540b. Dieselbe Nr. 2×m Lor-albieflexa (aus 26/197, wie vorher): 41 flaviflexa rekonstruiert = Fl-flavens · fl-flectens, teils M m, teils m m, 16 flavieflexa M m und m m, kein lor lor, Kronen teils breit, teils cruciat; die Mehrzahl gelbscheckig von biennis-Plastiden. 27/88.

1541. R-biennis München×dieselbe Nr. 1: 4 M-albiflava; 23 lor-albiflexa; 9 Lor-albiflexa oder Fl-albiflava; 55 albieflexa; 2 rubiflava schwach; 1 rubieflexa gescheckt; 11 andere rubatae schon als weiße oder grünscheckige Sämlinge gestorben. 27/107. — Abb. 14, 16.

1542. m-rubiflava×dieselbe: 65 breitblättrige, flaviflexa (mehr Lor Lor als Lor lor), flavieflexa, lutescens. 27/108.

1543. M m Lor lor-flexiflava (aus 29/141: R-rubiflexa×suaveolens; vgl. Hoeppener u. R. Nr. 232) Nr. 1 selbst: flaviflexa 8 M m typisch, 1 ebenso nur zottig behaart, 3 M M Lor lor, 1 m m Lor lor, 2 M m Lor Lor, 2 M M Lor Lor, 2 m m Lor Lor; flavieflexa 3 M m, 1 M M.; 6 lor lor; 6 Fl Fl, lichtempfindlich, nur eine blühend. 30/160. — Abb. 10.

1544. Dieselbe Familie Nr. 4 selbst: 38 große, mehr flexa als eflexa; 12 lor lor; 4 Fl Fl lichtempfindlich; 2 lor lor Fl Fl sehr klein gestorben. 30/161. — Diak. M m Lor lor Fl fl, M M Lor lor Fl fl, m m Lor lor Fl fl, M m Lor lor fl fl.

1545. Dieselbe Nr. 2×atrovirens: 52 kleine, teils lor lor grün, teils Fl Fl lichtempfindlich, teils Fl Fl lor lor sehr klein; blühend 35 große Lor lor flaviflexa, 17 M m, 18 M M. 30/163.

1546. Dieselbe Familie Nr. 2×R-biennis München: R-flavirubata 4 fl m Lor, 7 fl M Lor, 6 Fl m Lor, 1 Fl M Lor, 1 Fl m lor, 6 Fl M lor, davon 2 mit sehr defekten Laubblättern; eflectens-rubens rauhhaarig 1 M lor, 1 m Lor; alle breitkronig (sehr viele gescheckt). 30/160.

1547. Dieselbe, Nr. 2 × sp-lutescens (aus 29/239): 72 gelbgrüne lutescens, Fl und fl; 1 eflexiflava rauhhaarig. 30/164.

1548. Dieselbe, Nr. 2 × Lor M-rubiflexa (aus 29/149): 28 Fl Fl-Sämlinge, keiner blüht; keine lor lor; flaviflexa: 10 M m Lor lor, 6 M M Lor lor, 2 M m Lor Lor, 1 M M Lor Lor schmalblättrig, schlecht blühend; flavirubata: 4 M Lor fl, 2 m Lor fl, 7 M Fl Lor, 4 m Fl Lor. 30/167. — Diak. M M Lor Lor fl Fl.

1548a. Dieselbe, Nr. 2 × m Lor pil pil-albiflexa (aus 29/212): 26 schmalblättrige schwache Fl Fl-Sämlinge, bleiben in Töpfen, blühen nicht, ungewöhnlich satt grün für Fl Fl, meist weißscheckig; keine lor lor; 31 flaviflexa kräftig, hoch, Kelch auffallend stark flaumig behaart (Wirkung des sonst rezessiven pil), 22 Lor lor (teils M m, teils m m), 9 Lor Lor (5 M m, 4 m m). 30/166.

1549. R-biennis München × Nr. 3 derselben Familie: 10 weiße oder weiß-grüngescheckte rubatae sterbend; albiflava 1 fl M Lor, 7 fl M lor, 1 fl m lor, 2 Fl M lor, 1 Fl m Lor, 12 Fl m lor (wahrscheinlich Lor-flexa dabei); Lor-albiflexa 1 M Lor, 3 m Lor; keine lor-albiflexa, albieflexa 5 M, nicht weniger als 47 m (Lor und lor nicht zu trennen). 30/168.

---

2. M m Lor lor-flaviflexa zottig behaart.

1550. M m Lor lor-flaviflexa zottig (aus 30/160, oben Nr. 1543) selbst: 98 flaviflexa und eflexa, M m, M M und m m, Lor lor und Lor Lor; lor lor nicht im Beet; die eflexae mit sehr stark, die flexae mit schwächer behaartem Kelch. 31/163.

1551 flaviflexa zottig (aus 31/163, Nr. 1550) selbst: 45 blühend, alle stark behaart. 32/187.
(Vgl. auch Nr. 1589, Nr. 1600, 1604.)

3. M m Lor lor-flaviflexa rekonstruiert.

1552. M m Lor lor-flaviflexa rekonstruiert als lor-flavens · Lor-flectens (aus 30/167: flexiflava × Lor-rubiflexa, oben Nr. 1548) selbst: 2 lichtempfindlich Fl Fl; 22 große, mehr flexa als eflexa, M m, M M, m m, Lor lor und Lor Lor; besonders defekte Blätter bei den M M Lor Lor. 31/186.

1553. M m Lor lor-flaviflexa rekonstruiert als M Fl-flavens · m fl-flectens (aus 27/88: flaviflexa typisch × m-albieflexa, oben Nr. 1540a) Nr. 2 selbst: 75 im Beet; 12 blasse Fl Fl, Blätter erst ziemlich schmal, am Stengel kürzer und breiter; 4 lor lor dunkelgrün; Rest große flexa und eflexa, viele M m und M M. 28/243.

1554. Dieselbe Familie Nr. 1 selbst: 7 kleine blasse Fl Fl; 6 lor lor grün; 80 große grüne ± breitblättrige flexa und eflexa, M m, M M und m m. 28/166. — 3 lor lor-flaviflexa blühen erst als 29/165.

1555. Dieselbe Nr. 1 × suaveolens: 7 grüne Sämlinge (davon 2 stark scheckig), 170 Samen nicht gekeimt, weil flavens · flavens; im Beet 2 M m flexiflava typisch, 2 M m Lor Lor-flexiflava mit geraden Kelchzipfeln, 1 m m-flexiflava schwach, 2 lutescens. 28/168.

1556. Dieselbe Nr. 1 × Fl-albiflava (Nr. 2 aus 27/107, oben Nr. 1541): 135 Samen nicht gekeimt, weil flavens · flavens. 28/167.

1557. Dieselbe Nr. 1 × Fl-albiflava (Nr. 1 aus 27/107): 3 grüne Sämlinge (von Scheckung nichts vermerkt), 130 Samen nicht gekeimt; im Beet 2 Lor Lor-flexiflava, Lor fl-flectens · Fl-flavens, 1 sehr kleiner schmalblättriger Abweicher. 28/169.

1558. M m Lor lor-flaviflexa (aus 28/166, oben Nr. 1554) × suaveolens: 95 Samen nicht gekeimt, weil flavens · flavens. 29/170.

4. M M Lor lor-flaviflexa.

1559. M M Lor lor-flaviflexa breitkronig (aus 26/158: flaviflexa typ. × atrovirens, Nr. 1532) selbst: 43 M M, darunter Lor lor-flaviflexa mit stark spreizenden und Lor Lor-flaviflexa mit fast gar nicht spreizenden Kelchspitzen, flavieflexa spät blühend, 20 kleine, sehr schmalblättrige, einige blühend als lor lor-flaviflexa. 27/109.

1560. Dieselbe × biennis-cruciata: alle M (etwa die Hälfte scheckig); 12 Lor fl-flavirubata, meist cruciat; 24 Lor Fl-flavirubata, kleinerblütig, meist cruciat; 15 lor-flavirubata schmalblättrig, teils fl, teils Fl; 1 eflectens · rubens, schmalblättrig, rauhhaarig. 27/110.

1561. Dieselbe × suaveolens: 2 Schecken, davon die eine eflexiflava metaklin, groß, die andere schwach. 27/111.

1562. biennis-cruciata × dieselbe: alle M; 5 Lor fl-albiflava, davon 4 breitkronig, 1 cruciat; 5 Lor Fl-albiflava, alle cruciat; 6 lor fl-albiflava; 24 schmalblättrig nickend, teils lor Fl-albiflava, teils albiflexa; 41 albieflexa rauhhaarig. 27/112.

1563. M M Lor lor-flaviflexa (aus 28/166, flaviflexa typ. selbst, oben Nr. 1554) × suaveolens: 1 Fl-lutescens breitblättrig, viele Samen nicht gekeimt. 29/171.

1564. M M Lor lor-flaviflexa (aus 30/167, flexiflava typ. × M Lor-rubiflexa, oben Nr. 1548) selbst: 25 M blühend, meist Lor lor-flaviflexa, wenige flavieflexa, wenige lor lor. 31/188.

5. m m Lor lor-flaviflexa.

1565. m m Lor lor-flaviflexa (aus 27/102: flaviflexa typ. selbst, oben Nr. 1536) selbst: alle m; 35 große flaviflexa und flavieflexa; 27 kleine, teils lor lor, teils lichtempfindlich, blaß, Fl Fl, wenige davon Stengel bildend. 28/246.

1566. m m Lor lor-flaviflexa (aus 30/161: flexiflava typ. selbst, oben Nr. 1544) selbst: 75 m; 10 Fl Fl schwach lichtempfindlich; 5 lor lor, werden teilweise recht kräftig; der Rest Lor lor- und Lor Lor-flaviflexa und -flavieflexa. 31/164.

1567. r-muricata × dieselbe: 60 m, mehr aufrechte als nickende rigens-Bastarde; breitblättrige Lor-rigiflava fehlt, weil m-flavens im Pollen nicht aktiv. 31/165.

6. M m Lor Lor-flaviflexa.

1568. M m Lor Lor-flaviflexa breitkronig (aus 26/194: flexiflava typ. selbst, Nr. 1521) selbst: 6 flaviflexa; 12 flavieflexa cruciat; 3 Fl Fl. 27/98.

1569. M m Lor Lor-flaviflexa (aus 30/167: flexiflava typ. × M Lor-rubiflexa, Nr. 1548) selbst: 12 Fl Fl, teilweise schießend; 80 große, alle Lor Lor, mehr flaviflexa als eflexa, M m, m m und M M, Kelche immer etwas defekt. 31/187.

1570. M m Lor Lor-flexiflava (aus 30/237: Lor-rubiflexa × suaveolens) selbst: 106 Lor Lor-flaviflexa und flavieflexa, m und M, mit defekten Blüten; 25 Fl Fl, teilweise schießend. 31/253.

7. M M Lor Lor-flaviflexa.

1571. M M Lor Lor-flaviflexa (aus 30/167: flexiflava typ. × M Lor-rubiflexa, Nr. 1548) selbst: 54 M M Lor Lor, teils flaviflexa, teils flavieflexa, Blüten und selbst Laubblätter oft defekt. 31/189.

8. m m Lor Lor-flaviflexa.

1572. m m Lor Lor-flaviflexa cruciat (aus 27/88: flaviflexa typ. × m-albiflexa, Nr. 1540b) selbst: 78 groß, breitblättrig m m Lor Lor, teils flaviflexa, teils flavieflexa; 15 schmalblättrig, schwach, blaß, rötlich angelaufen, Fl Fl. 28/170.

1573. r-Lamarckiana × m m Lor Lor-flaviflexa (aus 28/170, Nr. 1572): 94 blühend, einige gelbe eingegangen; viele Fl-velutiflava breitkronig; viele aufrechte velans · eflectens, Kronen meist cruciat bis voll cruciat; 2 gaudens · Fl-flavens; 8 gaudens · eflectens, gelbgrün, aber kräftig, cruciat; 2 niedrige lata-ähnlich velutina-Abweicher; fl-flavens scheint nicht aktiv gewesen zu sein. 29/173.

9. M m lor lor-flaviflexa.

1574. M m lor lor-flaviflexa (aus 27/84: flaviflexa × lor-albiflexa) selbst: 15 lor lor, teils flexa, teils eflexa. 28/267.

1575. M m lor lor-flaviflexa 2jährig, Nr. 2 (aus 27/248: flexiflava typ. × atrovirens, Nr. 1522) selbst: 10 lor lor-flaviflexa, vielleicht auch eflexa dabei. 29/186.

1576. Dieselbe Nr. 2 × R-biennis München: 16 lor Fl-flavirubata, teilweise mit sehr defekten Blättern; 2 lor-eflectens · rubens metaklin rauhhaarig; fl-flavirubata fehlt. 29/186a. — Vgl. Abb. 12.

1577. Nr. 1 derselben Familie × R-biennis: 27 lor Fl-flavirubata, teils M, teils m, Blätter teilweise sehr defekt (großenteils sehr stark weißscheckig); 1 flexirubata verhältnismäßig breitblättrig, nicht defekt (weißscheckig); aufrechte flavirubata fehlt wieder. 29/185.

1578. M m lor lor-flaviflexa 2jährig (aus 28/166: flaviflexa typ. selbst, Nr. 1554) selbst: 20 sehr kleine bräunliche Fl Fl gestorben; 67 lor lor grün, mehr M M als M m und m m, teils flexa, teils eflexa. Sämlinge photogr. 1933, Abb. 10. 30/230.

1579. Dieselbe × R-biennis: 91 grüne lor-flavirubata (sehr viele weißscheckig), meist Fl, wenige fl, Blätter besonders bei den fl oft sehr defekt. 30/231.

1580. M m lor lor-flaviflexa (aus 29/167: lor Z-flavivelutina × atrovirens) selbst: 13 sehr kleine, blasse, bräunliche Fl Fl gestorben; 51 grüne lor lor, teils flexa, teils eflexa. 30/182.

1581. r-Lamarckiana × dieselbe: 12 gelbliche laetae eingegangen; 62 große velans · lor-eflectens; wenige velans · M-flectens, · fl-flavens, · Fl-flavens. 30/183.

1582. M m lor lor-flaviflexa (aus 30/230, Nr. 1578) selbst: 3 lor lor. 31/248.

10. m m lor lor-flaviflexa.

1583. m m lor lor-flaviflexa (aus 30/230) selbst: 8 m m lor lor. 31/249.

11. M M lor lor-flaviflexa.

1584. M M lor lor-flaviflexa (aus 30/230) selbst: 26 M M lor lor. 31/250.

1585. s-biennis × lor lor-flaviflexa (aus 27/109: M M-flaviflexa selbst, oben Nr. 1559): 29 lor-albiflexa; 43 lor-albieflexa; 3 M lor fl-albiflava; 1 lor Fl-albiflava. 28/204.

1586. M M lor lor-flaviflexa cruciat (aus 30/243: lor-rubiflava × atrovirens) selbst: 12 lor lor-Rosetten. 31/368.

1587. Dieselbe × R-biennis: 53 lor-flavirubata (mindestens 20 davon weißscheckig), Blätter teilweise auffallend breit, teils Fl stark nickend, teils fl; 1 kräftige flexirubata. 31/265.

1588. R-biennis × dieselbe: 2 lor-albiflava ziemlich breitblättrig; 48 schmalblättrig, teils albiflexa, teils albieflexa (Kronen hier teilweise cruciat); 9 kleine gescheckte rubata. 31/266.

12. M m Lor Lor-flaviflexa zottig behaart.

1589. M m Lor Lor-flaviflexa zottig breitkronig (aus 26/194: flexiflava F_1 selbst, Nr. 1521) selbst: 56 große Lor Lor, mit zottig behaartem Kelch, teils flaviflexa, teils flavieflexa, M m, M M und m m; 15 Fl Fl, im Topf bis 12 cm hoch werdend, kurzblättrig, nicht blühend. 27/92.

1590. Dieselbe × R-biennis: 119 flavirubata (viele gescheckt), aufrecht fl 31, nickend Fl 88, mit kleineren Blüten; über auffällige Behaarung wurde nichts vermerkt, der Charakter gehört also wohl dem flectens an. 27/93.

1591. Dieselbe × suaveolens: 1 eflexiflava schmalblättrig, spät blühend; 1 lutescens, mit breiten deformierten Blättern, schlecht blühend; 160 Samen nicht gekeimt, flavens · flavens. 27/94.

13. Sp sp-flaviflexa.

1592. Sp sp M m Lor Lor-flaviflexa (aus 30/240: m r Sp sp rubiflava × M Lor-rubiflexa) selbst: 56 breitblättrige, M und m, teils flaviflexa, teils aufrechte sp sp-lutescens, wohl auch flavieflexa und Fl-lutescens. 31/254.

1593. Dieselbe × suaveolens: 46 breitblättrige Sp sp-lutescens, teils fl, teils Fl, mit großen defekten Kronen (15 gescheckt); flexiflava fehlt. 31/256.

14. Pil pil-flaviflexa.

1594. Pil pil M m Lor Lor-flaviflexa (aus 30/166: flaviflexa typ. × pil pil Lor-albieflexa, Nr. 1548a) selbst: 100 große Lor Lor flaviflexa und flavieflexa, oft mit defekten Kelchen, die M m und m m ungewöhnlich breitblättrig, die M M schmalblättrig, schlecht blühend; 12 Fl Fl, werden bis 25 cm hoch, mit von unten an ungewöhnlich dickem Stengel, behalten die Blätter nur an der Spitze, blühen nicht; bräunliche pil pil fehlen. 31/184.

1595. Pil pil m m Lor Lor-flaviflexa (aus 30/166, wie vorher) selbst: 17 breitblättrig m m, teils flexa, teils eflexa, Blüten oft defekt; keine pil pil. 31/185.

15. Fl Fl-flaviflexa.

1596. s-biennis × Lor lor Fl Fl-flaviflexa (aus 27/248: flaviflexa typ. × atrovirens: 6 Fl-albiflava; 53 lor-albiflexa; keine albieflexa. 28/145.

16. M m Lor lor-flavi-eflexa.

1597. M m Lor lor-eflexiflava (aus 27/111: M M flaviflexa × suaveolens, Nr. 1561) selbst: 73 aufrechte M M-flavieflexa. 28/263.

1598. M m Lor lor-flavieflexa großblütig, breitkronig (aus 28/263, Nr. 1597) selbst: 57 aufrechte flavieflexa, teils M m, teils M M, teils m m, wohl Lor lor und Lor Lor; 17 lor lor schwach. 29/168.

1599. Dieselbe (aus 28/263) × ammophila: 7 groß breitblättrig Lor-flavens · percurvans, 4 schmälerblättrig lor-flavens · perc., 2 sehr schmalblättrig eflectens · percurvans. 29/169.

1600. M m Lor lor-flavieflexa zottig (aus 31/163, flaviflexa zottig selbst, Nr. 1550) selbst: 53 flavieflexa, zottig, M und m. 32/186.

17. M M Lor lor-flavi-eflexa.

1601. M M lor Lor-flavieflexa sparrig (aus 29/168, Nr. 1598) selbst: 15 lor lor sehr schmalblättrig, mit schwachen krummen Stengeln; 51 große, hohe flavieflexa, teils Lor lor mit wenigen abstehenden Ästen, gut blühend, teils Lor Lor mit sehr zahlreichen dünnen, steil aufsteigenden Ästen, schmäleren Blättern. 30/248. — Diak. M M Lor lor fl fl. — Abb. 11.

1602. M M Lor lor-flavieflexa (aus 30/248, Nr. 1601) selbst: 28 lor lor, schießen spät, Stengel fallen um; 117 große flavieflexa, Lor Lor und Lor lor wie vorher zu unterscheiden. 31/269.

1603. M M Lor lor-flavieflexa (aus 27/102: flaviflexa typisch selbst, Nr. 1536) selbst: 4 lor lor, 60 große, gut blühende, meist breitkronige flavieflexa, ziemlich schmalblättrig. 28/245.

18. m m Lor lor-flavi-eflexa.

1604. m m Lor lor-flavieflexa zottig (aus 31/163, flaviflexa zottig, selbst, Nr. 1550) selbst: 45 flavieflexa zottig. 31/188.

19. M m Lor Lor-flavi-eflexa.

1605. M m Lor Lor-flavieflexa, 2 großblütig, breitkronig (aus 27/89: M m Lor Lor-flaviflexa selbst, Nr. 1612) selbst: 83 flavieflexa, großblütig, breitkronig, doch teilweise wenig zum Blühen neigend (weil Lor Lor), M m, M M und m m; lor lor fehlen. 28/171.

1606. Dieselbe × r-biennis: 98 flavirubata breitblättrig aufrecht, die Mehrzahl gelb gescheckt, M und m; keine eflexirubata. 28/175.

1606a. Dieselbe × r-muricata: 4 üppige flavicurva, nicht gescheckt. 28/172.

1606b. Dieselbe × suaveolens: 5 eflexiflava ziemlich breitblättrig, eine davon gelbscheckig, viele Samen nicht gekeimt, flavens · flavens. 28/173.

1607. Dieselbe Familie, doch Nr. 1, × atrovirens: 102 flaviflexa, typisch Lor lor, davon 55 M m, 47 M M. 28/176.

1608. s-biennis × Nr. 2 derselben Familie: 6 albiflava breitblättrig, breitkronig, 64 albieflexa schmälerblätterig, mit cruciaten oder intermediären Kronen. 28/174.

1609. M m Lor Lor-flavieflexa breitkronig (aus 27/102: flaviflexa typisch selbst, oben Nr. 1536) selbst: 50 hohe flavieflexa, wenig zum Blühen neigend, M m, M M und m m. 28/244.

1610. M m Lor Lor-flavieflexa breitkronig (aus 30/160: flexiflava selbst, oben Nr. 1543) selbst: 41 hohe flavieflexa, M m, M M, m m, meist reich blühend, mit großen Blüten, oft defekten Kronen und Kelchen, Kronblätter, wenn gut ausgebildet, schmal, 32 : 27 mm. 31/162.

1611. M m Lor Lor-flavieflexa, Kronblätter intermediär (aus 27/105: flaviflexa typisch × suaveolens, oben Nr. 1539) selbst: 89 hohe flavieflexa, Kronen teils cruciat, teils intermediär. 28/250.

1612. M m Lor Lor-flavieflexa großblütig, schlankkelchig, cruciat (aus 26/194: flexiflava typisch selbst, oben Nr. 1521) selbst: 140 flavieflexa, M m, M M, m m, meist buschig verzweigt, wenig zum Blühen neigend, meist cruciat; bei den hohen schlanken m m die Kelche besonders schlank. 27/89.

1613. Dieselbe × R-biennis: 23 flavirubata breitblättrig, 9 davon gescheckt, keine eflectens · rubens. 27/90.

1614. Dieselbe × suaveolens: 160 Samen nicht gekeimt. 27/91.

1615. suaveolens × dieselbe: 9 große albata, cruciat oder intermediär, mehr albieflexa als albiflava; 40 gelbe oder grünscheckige flavens · eflectens, Sämlinge früh gestorben. 27/114.

1616. M m Lor Lor-flavieflexa großblütig, breitkronig (aus 27/108: m-rubiflava × flaviflexa typisch, oben Nr. 1542) selbst: 82 große flavieflexa, M m, M M, m m, Kronen meist breitblättrig, doch auch cruciate und intermediäre dabei. 28/258.

1617. Dieselbe × R-biennis: 70 flavirubata, sehr breitblättrig (mindestens 25 gescheckt), großblütig, spitzkelchig; 3 mit schmäleren Blättern vielleicht eflectens · rubens. 28/248.

1618. Dieselbe × suaveolens: 100 Samen nicht gekeimt, 2 Sämlinge, davon eine aufgezogen, scheckige eflexiflava. 28/249.

1619. R-biennis × dieselbe: 6 albiflava breitblättrig, stattlich, 11 albieflexa mit schmäleren Blättern kräftig; 10 gelbe, teilweise grün gescheckte Sämlinge, rubens · flavens oder rubens · eflectens, eingegangen. 28/247.

20. M M Lor Lor-flavi-eflexa.

1620. M M Lor Lor-flavieflexa cruciat (aus 26/194: flaviflexa typisch selbst, oben Nr. 1521) selbst: 58 M M Lor Lor-flavieflexa schmalblättrig. 27/95.

1621. Dieselbe × R-biennis: 52 flavirubata breitblättrig (8 davon stark scheckig). 27/96.

1622. Dieselbe × suaveolens: 6 M m Lor Lor-eflexiflava (2 davon scheckig), großblütig, spitzkelchig, teilweise gut blühend; 1 sehr schmalblättriger Abweicher. 27/97.

1623. M M Lor Lor-flavieflexa großblütig (aus 30/248: M m Lor Lor selbst, oben Nr. 1601) selbst: 97 M M Lor Lor-flavieflexa, sehr gleichförmig, schmalblättrig, meist schlecht blühend mit defekten Blüten. 31/270.

21. m m Lor Lor-flavi-eflexa.

1624. m m Lor Lor-flavieflexa breitkronig, nicht sehr großblütig (aus 27/108: m-rubiflava × flaviflexa typisch, oben Nr. 1542) selbst: 93 m m Lor Lor-flavieflexa, ziemlich breitblättrig, weil m m, mit großenteils defekten Kronen. 28/260.

1625. Dieselbe × R-biennis: 100 flavirubata breitblättrig (viele gescheckt), reich blühend, einige schmalblättrige Rosetten, vielleicht eflectens · rubens. 28/259.

1626. Dieselbe × suaveolens: 1 eflexiflava (oder lutescens?) gescheckt; 100 Samen nicht gekeimt. 28/261.

1627. R-biennis × dieselbe: 19 m-albieflexa ziemlich schmalblättrig, keine breitblättrige albiflava (wohl nur zufällig, vgl. die nächste Kreuzung); einige gelbe, teilweise grünfleckige Sämlinge, rubens · eflectens. 28/262.

1628. r-Lamarckiana × m m Lor Lor-flavieflexa (aus 28/260, oben Nr. 1624): 35 velans · eflectens dunkelgrün, schmalblättrig; 5 gaudens · eflectens gelbgrün, aber doch ganz kräftig, breitblättrig; 5 velans · flavens dunkelgrün, breitblättrig; 2 gaudens · flavens satt grün, breitblättrig. 29/172.

22. M m lor lor-flavi-eflexa.

1629. M m lor lor-flavieflexa (aus 29/168: M m Lor lor-flavieflexa breitkronig selbst, oben Nr. 1598) selbst: 62 sehr schmalblättrige, schwache lor lor mit zusammenneigenden Kelchspitzen, sonst der lor lor-flaviflexa sehr ähnlich, M und m. 30/249. — Diak. M M lor lor fl fl.

1630. Dieselbe × R-biennis: 30 lor-albieflexa, m und M; albiflava fehlt wieder. 14 weiße Sämlinge, davon 4 grün gescheckt, ausgepflanzt, eflexirubata. 30/250.

23. M M lor lor-flavi-eflexa.

1631. M M lor lor-flavieflexa (aus 29/186: lor lor-flaviflexa selbst, oben Nr. 1575) selbst: 9 M lor lor-flavieflexa, sehr schmalblättrig und sehr dünnstenglig. 30/223.

1632. R-biennis × dieselbe: 38 M lor-albieflexa, Kelch gröber behaart; 7 lor M-albiflava, Kelch feiner behaart; 5 weiße rubata-Sämlinge (3 davon stark grünscheckig). 30/224. — Abb. 13.

1633. r-Lamarckiana × dieselbe: 51 velans · eflectens schmalblättrig; 13 gelblichweiße laeta-Keimlinge; keine velans · flavens. 30/225.

24. Pil pil-flavi-eflexa.

1634. M m Lor Lor Pil pil-flavieflexa (aus 32/180: sp-rubiflava × pil pil-albieflexa) selbst: 51 große Pflanzen, teils flavieflexa, teils lutescens (weil sp), m und M, keine bräunlichen pil pil abgespalten. 33/154.

Zusammenfassung der wesentlichen Ergebnisse.

Aus der Verbindung der züchterischen Erfahrungen mit den cytologischen Befunden ist zu schließen:

In den spontanen komplexheterozygotischen *Oenothera*-Arten liegen die die Komplexe unterscheidenden Gene ganz oder zum größten Teil in den mittleren, von der Chiasmenbildung ausgeschlossenen Bezirken der Chromosomen. Die unter Chiasmenbildung paarenden Chromosomenenden haben identischen Genbestand. Die Bedeutung der noch in der Metaphase sichtbaren Chiasmen bleibt zu untersuchen.

Die Gene, die zwischen den Komplexen der Wildsippen mitunter ausgetauscht werden: n und s bei *O. biennis*, s bei *O. suaveolens*, n und P bei *O. Lamarckiana*, liegen in der Übergangszone zwischen regelmäßig paarenden und nichtpaarenden Abschnitten. Die Häufigkeit des Austauschs beträgt etwa 1 auf tausend bis etwa 1 auf hundert, für n in *O. Lamarckiana* ab und zu einige Prozent.

In frischen Bastarden zwischen komplexheterozygotischen Arten oder zwischen einer heterozygotischen und einer homozygotischen Art zeigen die genannten Gene oft beträchtlich vermehrtes crossing-over, bis zu 10 und mehr Prozent. Das beruht vermutlich darauf, daß die paarenden Enden in den betreffenden neuen Komplexverbindungen infolge des veränderten Verhältnisses der antagonistischen Strukturen länger sind als in den spontanen Arten.

Im Lauf einiger Generationen pflegt die Häufigkeit der Austauschindividuen bei den Bastarden stark zurückzugehen; in extremen Fällen sank der Austauschwert von mehreren Prozent auf Null. Ob dabei wirklich die Vorgänge des crossing-over erschwert sind oder die gebildeten crossovers eliminiert werden, wird erst durch Kombination der züchterischen mit cytologischer Analyse sicher zu entscheiden sein.

Je nach dem Partnerkomplex kann die Austauschhäufigkeit für ein und dasselbe Gen recht verschieden sein, von einigen Promille bis zu einigen Prozent. Ob ein Genpaar in einem freien Chromosomenpaar oder in einem mehrgliedrigen Ring liegt, bedeutet kaum etwas für die Leichtigkeit des Austausches.

Im Pollen kann der beobachtete Austausch geringer sein als in den Embryosäcken, oder er kann ganz fehlen. Mindestens teilweise ist Elimination der gebildeten crossover-Gonen die Ursache.

Ein Chromosomensegment, das durch crossing-over in ein anderes als das angestammte Chromosom eingegliedert ist, behält an dem neuen Ort sein Verhalten gegenüber einem Partner von anderem Geninhalt und anderer Struktur. So kommt es, daß reziprok erscheinende Genkombinationen, wenn sie nicht auf genau entsprechende Weise zustandegekommen sind, nicht die gleiche crossing-over-Häufigkeit zu haben brauchen.

Auch solche Gene, die in den Wildarten dem crossing-over nie zugänglich sind — R, pil in *O. biennis;* Cu, P in *O. muricata;* Fl, M in *O. atrovirens* —, können in Bastarden ausgetauscht werden, weil nun die betreffenden Loci von Chiasmen erfaßt werden, aber nur in ersten oder wenigstens frühen Generationen, und auch hier selten. Man wird also crossing-over grundsätzlich in frischen Bastarden zu suchen haben.

Eigene Untersuchungen über den Einfluß von Außenbedingungen auf die Austauschhäufigkeit (vgl. Oehlkers) haben wir nicht mitzuteilen.

Doppeltes crossing-over an einem und demselben Chromosomenende ist noch nicht beobachtet.

Die regelmäßig paarenden Endstücke sämtlicher Komplexe der experimentell geprüften Arten von *Onagra* haben vielleicht identischen Genbestand. Eine sichere Ausnahme machen die Blütengröße- und Griffellängefaktoren der Co-Reihe, die zwischen allen Komplexen mit einer Wahrscheinlichkeit von 50 % ausgewechselt werden. Wegen des Fehlens der Koppelung hat das Ende, das die Co-Allele beherbergt, noch nicht ermittelt werden können. Es wird versucht, eine Zweckmäßigkeitsdeutung für das Sonderverhalten der Co-Faktoren zu finden, ebenso wie für die Wiederzunahme nach anfänglicher Abnahme der Koppelungsstärke bei anderen Genen. Die Beziehung der Co-Reihe zu dem sich ähnlich verhaltenden *brevistylis*-Gen ist noch nicht klar.

O. Lamarckiana erweist sich durch die hochgradige Austauschbarkeit von N—n und von P—p als verhältnismäßig junge, noch nicht völlig stabilisierte Bastardart. Auch ihr hoher Gehalt an tauben Samen weist darauf hin, daß sie der Konkurrenz mit einer der rationeller ausgerüsteten heterogamen Arten noch nicht ausgesetzt war, und für *O. suaveolens* gilt desselbe.

Die Wildsippen von *O. biennis* haben sich überall als S s- und als N n-Heterozygoten erwiesen, ebenso die der *O. Lamarckiana* — in Europa wie in Japan — als N n und als P p. Wenn s s-*biennis* überall spärlich ist und wenn S S-*biennis* und N N-, P P- und p p-*Lamarckiana* selten oder gar nicht wild vorkommen, weist das darauf hin, daß die Aufhebung der Heterozygotie schon in bezug auf eines dieser Einzelgene ungünstig wirkt. Im Garten erscheinen die betreffenden Homozygoten nicht benachteiligt.

Eine weißnervige *O. biennis*, in der das R-Chromosom der Wildsippen durch das r-Chromosom der *O. Lamarckiana* ersetzt war, zeigte sehr verminderte Fruchtbarkeit und ging in der zwölften Generation verloren. Der Versuch, eine in pil homozygote *O. biennis* herzustellen, ist im Gang.

Der R-Faktor — d. h. der noch komplexe, durch das Chromosom 1·2 repräsentierte „Simplexfaktor“ R, zu dem das Gen R gehört — der rotnervigen *O. Lamarckiana* hat sich mit dem einer *O. biennis* nicht als identisch erwiesen. Trotzdem wird angenommen, daß *O. biennis* eines der Eltern der *O. Lamarckiana* war, und auf die Veränderungen, die *rubens* durchgemacht haben dürfte, bis aus ihm *gaudens* wurde, wird hingewiesen.

Über die Entstehungsweise der *O. suaveolens*, an der ebenfalls *O. biennis* Anteil hat, gibt das Verhalten einer bei Berlin-Friedrichshagen adventiv gefundenen Sippe, bei der die *flavens*-Homozygoten lebensfähig sind, vielleicht gewissen Aufschluß.

Im Anhang ist züchterisches und cytologisches Material zur Analyse von *flavens · flectens* mitgeteilt. Ein sicherer Fall von crossing-over ist in all diesen Familien, von der Spaltung nach der Blütengröße abgesehen, nicht beobachtet worden, was die Seltenheit des crossing-over illustriert.

Literaturverzeichnis.

CATCHESIDE, Structural analysis of Oenothera complexes. Proc. Roy. Soc. London Ser. B, **128,** 509–535 (1940). — CLELAND, Species relationships in Onagra. Proc. Amer. Philos. Soc. **77,** 477—542 (1937). — DARLINGTON, The cytological theory of inheritance in Oenothera. Jour. of Genetics **24,** 405—474 (1931). — Ders., Recent advances in Cytology. Sec. Ed. London 1937. — Ders., The prime variables of meiosis. Biol. Rev. Cambr. Philos. Soc. **15,** 307—322 (1940). Referiert von GEITLER (1942). — DAVIS, Hybrids of Oenothera biennis and O. franciscana in the first and second generations. Genetics **1,** 197—251 (1916). — Ders., Some inter- and back-crosses of F_1 Oenothera hybrids. Genetics **2,** 155—185 (1917). — Ders., The segregation of Oenothera brevistylis from crosses with O. Lamarckiana. Genetics **3,** 501–533 (1918). — Ders. Malnutrition as a cause of irregularities in the segregation of O. brevistylis from crosses with O. Lamarckiana. Genetics **6,** 574–586 (1921). — Ders., The behavior of Oenothera neo-Lamarckiana in selfed line through seven generations. Proc. Amer. Phil. Soc. **63,** 239—278 (1924). — Ders., The segregation of Oenothera nanella-brevistylis from crosses with nanella and with Lamarckiana. Genetics **11,** 57—72 (1926). — Ders., The segregation of sulfur and dwarf from crosses involving O. franciscana and certain hybrid derivatives. Proc. Americ. Philos. Soc. **77,** 99–160 (1937). — EMERSON, The inheritance of certain characters in Oenothera hybrids of different chromosome configurations. Genetics **16,** 325–348 (1931 a). Ders., Genetic and cytological studies on Oenothera. II. Certain crosses involving Oe. rubricalyx and Oe. „franciscana sulfurea". Z. f. Vererbgsl. **49,** 381–394 (1931 b). — Ders., The genetics of self-incompatibility in Oenothera organensis. Genetics **23,** 190–202 (1938). — Ders. and STURTEVANT, Genetic and cytological studies on Oenothera. III. The translocation interpretation. Z. f. Vererbgsl **59,** 395–419 (1931). — Dies., The linkage relations of certain genes in Oenothera. Genetics **17,** 393—412 (1932). — GATES, The cytology of Oenothera. Bibliographia Genetica **4** (1928). — GEITLER, Referat über Darlington 1940. Ber. Wiss. Biol. **59,** 131 f. (1942). — HASELWARTER, Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis. V. Z. f. B. **31,** 273–328 (1937). — HARTE, Meiosis und crossing-over. Weitere Beiträge zur Zytogenetik von Oenothera. Z. f. B. **38,** 65—137 (1942). — HÅKANSSON, Zur Zytologie trisomischer Mutanten aus Oenothera Lamarckiana. Hereditas **14,** 1—32 (1930). — HERZOG, Genetische Untersuchungen über 15-chromosomige Mutanten von Oenothera biennis und O. Lamarckiana. Flora **134,** 377 bis 432, (1940). — HIORTH, Zur Kenntnis der Homozygoten-Eliminierung und der Pollenschlauch-Konkurrenz bei Oenothera. Z. f. Vererbgsl. **43,** 171—237 (1926). — HOEPPENER u. RENNER, Genetische und zytologische Oenotherenstudien. I. Zur Kenntnis der Oe. ammophila Focke. Z. f. Vererbgsl. **49,** 1—25 (1928). — Dies., Genetische und zytologische Oenotherenstudien. II. Botan. Abhandl. herausgeg. v. K. GOEBEL, Heft 15 (1929). — JAPHA, Die Meiosis von Oenothera. II. Z. f. B. **34,** 321–373 (1939). — KAPPERT, Austauschbesonderheiten im S-Chromosom der immerspaltenden Levkojen (Matthiola incana). Z. f. Vererbgsl. **78,** 273—293 (1940) — LANGENDORF, Zur Kenntnis der Genetik und Entwicklungsgeschichte von Oenothera fallax, rubirigida und Hookeri-albata. Bot. Archiv **29,** 474—530 (1930). — LEWITSKY, The morphology of chromosomes. Bull. Appl. Bot., Genet. a. Pl. Breed. **27,** 103—174 (1931). — Ders., Investigation on the morphology of chromosomes. Proc. USSR Congr. Genet. 1929, Vol. II, 87—105. — LORBEER, Die Zytologie der Lebermoose

mit besonderer Berücksichtigung allgemeiner Chromosomenfragen. J. wiss. Bot. **80,** 567—818 (1934). — Ders., Die Distanzkonjugation der total heterochromatischen Geschlechtschromosomen im triploiden Sporogon von Sphaerocarpus Dr. Ber. d. D. Bot. Ges. **54,** 98—123 (1936). — Mac Dougal, Vail, Shull, Mutations, variations, and relationships of the Oenotheras. Carnegie Institution Wash., Publ. No. 81, 1907. — Marquardt, Die Meiosis von Oenothera. I. Z. f. Zellf. u. mikr. Anat. **27,** 159—210 (1937). — Ders., Über Bau, Häufigkeit und Auswirkungen der spontanen Translokationen. Flora **135,** 239–302 (1941). — Matsuura, Chromosome studies on Trillium kamtschaticum. XII. The mechanism of crossing-over. Cytologia **10,** 390—405 (1940). — Mickan, Zur Kenntnis der Oenothera argillicola. Flora **130,** 1—20 (1935). — Nilsson, Heribert, Die Variabilität der Oenothera Lamarckiana und das Problem der Mutation. Z. f. Vererbgsl. **8,** 89—231 (1912). — Ders., Die Spaltungserscheinungen der Oenothera Lamarckiana. Lunds Univers. Årsskrift Bd. 12, Nr. I (1915). — Oehlkers, Vererbungsversuche an Oenotheren. III. Das Sulfurea-Merkmal bei den Oenotheren. Biolog. Zbl. **44,** 1—9 (1924). — Ders., Crossing-over bei Oenothera. Z. f. Bot. **26,** 385—430 (1933). — Ders., Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis. I. Z. f. Bot. **29,** 1—53 (1935). — Ders., Über die Erblichkeit des cruciata-Merkmals. Z. f. Vererbgsl. **75,** 277—297 (1938). — Ders., Der Einfluß der Plastiden auf den Ablauf der Meiosis. Naturw. **28,** 219—222 (1940a). — Ders., Meiosis und crossing-over. Zytogenetische Untersuchungen an Oenotheren. Z. f. Vererbgsl. **78,** 157—186 (1940b). — Ders., Genetisch-physiologische Untersuchungen zum Vitalitätsproblem. Z. f. B. **35,** 271—297 (1940c). — Renner, Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. Z. f. Vererbgsl. **18,** 121—194 (1917). — Ders., Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplexheterozygotischer Oenotheren. Bibliotheca Genetica Heft 9. Berlin 1925. — Ders., Über Koppelungswechsel bei Oenothera. Z. f. Vererbgsl. Suppl. II. (1928). — Ders., Zur Kenntnis der Letalfaktoren und des Koppelungswechsels der Oenotheren. Flora **127,** 215—250 (1933). — Ders., Wilde Oenotheren in Norddeutschland. Flora **131,** 182–226 (1937a). — Ders., Zur Kenntnis der Plastiden- und Plasmavererbung. Cytologia, Fujii-Jubiläumsb., 644—653 (1937b). — Ders., Über Oenothera atrovirens Sh. et Bartl. und über somatische Konversion im Erbgang des cruciata-Merkmals der Oenotheren. Z. f. Vererbgsl. **74,** 91–124 (1937c). — Ders. Kurze Mitteilungen über Oenothera. II. Zu den Chromosomenformeln der Komplexe albicans usw. Flora **132,** 319—324 (1938a). — Ders., Alte und neue Oenotheren in Norddeutschland. Feddes Repertorium, Beiheft **C** (Bornmüller-Festschr.), 94—105 (1938b). — Ders., Zur Kenntnis der 15-chromosomigen Mutanten von Oe. Lamarckiana. Flora **134,** 257—310 (1940b). — Ders., Über die Entstehung homozygotischer Formen aus komplexheterozygotischen Oenotheren. Flora **135,** 201—238 (1941). — Ders. u. Cleland, Zur Genetik und Cytologie der Oenothera chicaginensis und ihrer Abkömmlinge. Z. f. Vererbsl. **66,** 275–318 (1933). — Rudloff, Oenothera pachycarpa Renner. Genetische und cytologische Untersuchungen. Gartenbauwissenschaft **3,** 499–526 (1930). — Shull, Linkage with lethal factors the solution of the Oenothera problem. Eugenics, Genetics and the Family **1,** 86—99 (1923a). — Ders., Further evidence of linkage with crossing-over in Oenothera. Genetics **8,** 154–167 (1923b). — Ders., „Old-gold" flower color, the second case of independent inheritance in Oenothera. Genetics **11,** 201—234 (1926). — Ders., A new gene mutation (mut. bullata) in Oe. Lamarckiana and its linkage relations. Z. f. Vererbgsl. Suppl. 2, 1322—1342 (1928a). — Singh, Sampath a. Bansal, Two problems in the interpretation of meiosis in plants. Cytologia **10,** 516–523 (1940). — Sinoto, On the nuclear divisions and partial sterility in Oenothera Lamarckiana Ser. Bot. Magaz. Tokyo **36,** 92—98 (1922). — Stomps, Parallele Mutationen bei Oe. biennis. Ber. D. Bot. Ges. **32,** 179—188 (1914). — Straub, Untersuchungen über die zytologische Grundlage der Komplexheterozygotie. Chromosoma **2,** 64—76 (1941). — Sturtevant, Genetic and cytological studies on Oenothera. I. Z. f. Vererbgsl. **59,** 365—380 (1931). — de Vries, Die Mutationstheorie. I. Band. Leipzig 1901. — Ders., Gruppenweise Artbildung. Berlin 1913. — Ders., Opera e periodicis collata, Vol. VI u. VII. (Abdrucke sämtlicher Arbeiten über Oenothera bis 1925). 1920—1927.

Druckfehlerberichtigung.

In Heft 1, S. 100, Zeile 10/11 v. o. muß es Abnahme statt Zunahme heißen.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena

Kleine Kryptogamenflora von Mitteleuropa

Von

Prof. Dr. Helmut Gams
Innsbruck

Band I:
Die Moos- und Farnpflanzen (Archegoniaten)

Mit 184 Abbildungen im Text

IV, 184 S. Taschenformat 1940 RM 9.—, geb. 10.50

Inhalt: I. Schlüssel der Archegoniaten-Abteilungen. / II. Schlüssel für die Hauptgruppen der Moose nach dem Sporophyten (Mooskapsel, Sporogon). / III. Schlüssel für die Hauptgruppen der Moose nach dem Gametophyten (Moospflanze). / IV. Artenschlüssel für die einzelnen Familien der Bryophyten. 1. Hepaticae (Lebermoose) im weiteren Sinn: Marchantiales. Sphaerocarpales. Jungermaniales anakrogynae. Haplomitriales. Jungermaniales akrogynae. Anthocerotales (Hornmoose). 2. Andreaeales (Klaffmoose). 3. Musci (Laubmoose): Polytrichales. Isolierte Familien von unbekanntem Anschluß. Arthrodontei (Gliederzahnmoose). / V. Schlüssel für die in Mitteleuropa vertretenen Pteridophyten-Familien und isolierten Gattungen. / VI. Schlüssel für die Arten der Pteridophyten. 1. Articulatae. 2. Lycopodiales. 3. Filicales (Farne): Eusporangiatae. Leptosporangiatae. / Gattungsregister.

Erfahrungen im naturwissensch. Unterricht. März 1941: . . . schon Stichproben überzeugen von der Zuverlässigkeit der vorliegenden Tabellen, für die übrigens schon der Name des Verfassers bürgt. Auch die meist neugezeichneten Abbildungen zeugen von größter Sorgfalt und Sachkunde und erleichtern das Bestimmen wesentlich. Die 184 Seiten bergen infolge des gedrängten Satzes, der aber überall leicht leserlich bleibt, ein unglaublich reiches wissenschaftliches Material. Die gesamte Druckausstattung ist ein neues Zeugnis des Verständnisses des in den biologischen Wissenschaften führenden Verlags. G.

Biologisches Zentralblatt. Bd. 61 (1941). 1/2: . . . Man merkt es, daß der Verfasser seine Pflanzen wirklich kennt und spürt die ganz große Erfahrung, die sich Gams bei seiner Forscherarbeit und auf vielen Exkursionen mit Fachgenossen und Studenten erworben hat. Bestimmungen führen meist leicht und sicher zum Ziel, nicht zuletzt deshalb, weil das Buch wirklich fast alle Formen umfaßt. . . . Wir danken dem Verfasser für diese ausgezeichnete Arbeit. . . . Fritz von Wettstein, Berlin-Dahlem

Österreich. botan. Zeitschrift. Bd. 90 (1940), Heft 1: . . . Die zahlreichen Textbilder (schwarze Strichätzungen) sind im allgemeinen sauber ausgeführt und ergänzen die Beschreibungen in sehr willkommener Weise. Selbstverständlich werden bei den Moosen auch mikroskopische Merkmale zur Unterscheidung mit herangezogen. Im ganzen macht das Buch einen sehr guten Eindruck und es wird gewiß sich selbst und der Mooskunde viele Freunde erwerben. E. Janchen (Wien)

Forstarchiv. Jahrg. 16 (1940), 23/24: . . . Will man sicher bestimmen und den Artenreichtum der Moose und Farne erfassen, so wird die handliche Kryptogamenflora von Gams ein notwendiges Hilfsmittel sein. Scamoni

Süddeutsche Apothekerzeitung. 1940, Nr. 102: . . . Das Buch sei Botanikfreunden im Apothekerstande sehr empfohlen. W. Zimmermann

Aus der Heimat. 1941, Heft 3: . . . Die starke Betonung von Standort und Verbreitung unterscheiden das Buch vorteilhaft von älteren Floren. Von einem unserer ersten Kenner verfaßt, befriedigt es ein längst fühlbares Bedürfnis nach einer billigen, handlichen Moosflora. W. Kreh, Stuttgart-Decherloch

Geistige Arbeit. 1941, Heft 6: . . . Schüler und Lehrer unserer scientia amabilis werden Helmut Gams für das tiefgründige, lehrreiche Werkchen großen Dank wissen. Dr. Bruno Schaerffenberg, Rostock

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

Naturschutz als völkische und internationale Kulturaufgabe

Eine Übersicht über die allgemeinen, die geologischen, botanischen, zoologischen und anthropologischen Probleme des heimatlichen wie des Weltnaturschutzes

Von

Dr. Walther Schoenichen

Direktor der Reichsstelle für Naturschutz i. R.
Honorarprofessor an der Universität Berlin

Mit 245 Abbildungen im Text und auf 68 Tafeln

VIII, 458 S. gr.8° 1942 RM 24.—, geb. 25.50

Inhaltsverzeichnis

Geleitwort. / **I. Aufgaben des Naturschutzes.** 1. Schutz der Urlandschaft und ihrer Abwandlungen. 2. Immanenter Naturschutz. 3. Restituierender Naturschutz. 4. Landschaftsschutz. / **II. Die Motive des Naturschutzes.** 1. Die völkisch-romantische Idee. 2. Das Motiv der Volkswohlfahrt. 3. Wissenschaft und Volksbildung. 4. Das Motiv der Sittlichkeit. 5. Zwischenstaatliche Zusammenarbeit. / **III. Naturschutz und Erdgeschichte.** 1. Vulkanismus. 2. Glazialerscheinungen. 3. Sonstige geologische Erscheinungen. 4. Pflegerische Maßnahmen. / **IV. Naturschutz und Pflanzenwelt.** 1. Baumschutz. 2. Der Schutz einzelner Pflanzenarten. 3. Der Schutz von Pflanzengesellschaften. / **V. Der Schutz der Tierwelt.** 1. Die niedere Tierwelt. 2. Lurche und Kriechtiere. 3. Die Erhaltung der Inselfaunen. 4. Schutz der Vogelwelt. 5. Tierfang und Sammlertum. 6. Einflüsse der Zivilisation, 7. Vogelschutz in Nordamerika. 8. Vogelzüchtung. 9. Schutz der Säugetiere: a) Kleinformen; b) Raubtiere; c) Nagetiere; d) Schalenwild; e) Wildrinder und Wildpferde; f) Die nearktische Tierwelt; g) Mittel- und Südamerika; h) Afrika; i) Das tropische Asien; k) Meeressäugetiere. / **VI. Der Schutz der Naturvölker.** / Schriftenverzeichnis. / Sachverzeichnis.

Die Zeit nach dem ersten Weltkrieg war für Deutschland eine Epoche der Verinnerlichung und der Besinnung auf das eigene völkische Wesen. Trotz allem äußeren Niedergang konnte damals die politische Wiedergeburt des Reiches sich vorbereiten, und trotz aller Aufdringlichkeit fremdartiger Einflüsse konnte das Bekenntnis zu den ewigen Werten unserer deutschen Kultur sich immer mehr vertiefen. Unter ihnen standen der Heimat- und der Naturschutzgedanke wahrlich nicht an letzter Stelle. Tatsächlich hat der Naturschutz trotz allem Mangel an Mitteln und an gesetzlichen Handhaben in jener Zeitspanne bei uns einen überraschenden Aufstieg erlebt, der dann im Jahre 1935 mit dem Erlaß des Reichsnaturschutzgesetzes seinen Höhepunkt erreichte.

Der Naturschutz ist bestrebt, das Unwiederbringliche sicherzustellen. So schien es gerechtfertigt, ihm eine ausführliche Sonderdarstellung zu widmen, zumal eine solche bisher weder im Inlande noch im Auslande gegeben wurde.

Der Verfasser übergibt sein Buch der Öffentlichkeit mit dem Wunsche, daß es dem Naturschutz in gleichem Maße dienen möge wie der deutschen Kulturgeltung.

Interessenten: Zuerst alle amtlichen und privaten Personen und Dienststellen des Naturschutzes, dann alle Professoren, Dozenten und Institute der Geologie, Botanik, Zoologie, Anthropologie und Erdkunde im Großdeutschen Reich, sowie in Ungarn, Rumänien, Bulgarien, Italien, Dänemark, Norwegen, Schweden, Schweiz, Holland und Spanien.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA